

**Untersuchungen
über die Entwicklung von Sacralwirbel
und Urostyl bei den Anuren**

Ein Beitrag zur Deutung des anuren Amphibientypus

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

**PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH**

von

Felix HODLER

aus Gurzelen (Kt. Bern)

Begutachtet von

Herrn Prof. Dr. H. STEINER

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1949

**Untersuchungen
über die Entwicklung von Sacralwirbel
und Urostyl bei den Anuren**

Ein Beitrag zur Deutung des anuren Amphibientypus

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

von

Felix HODLER

aus Gurzelen (Kt. Bern)

Begutachtet von

Herrn Prof. Dr. H. STEINER

GENÈVE

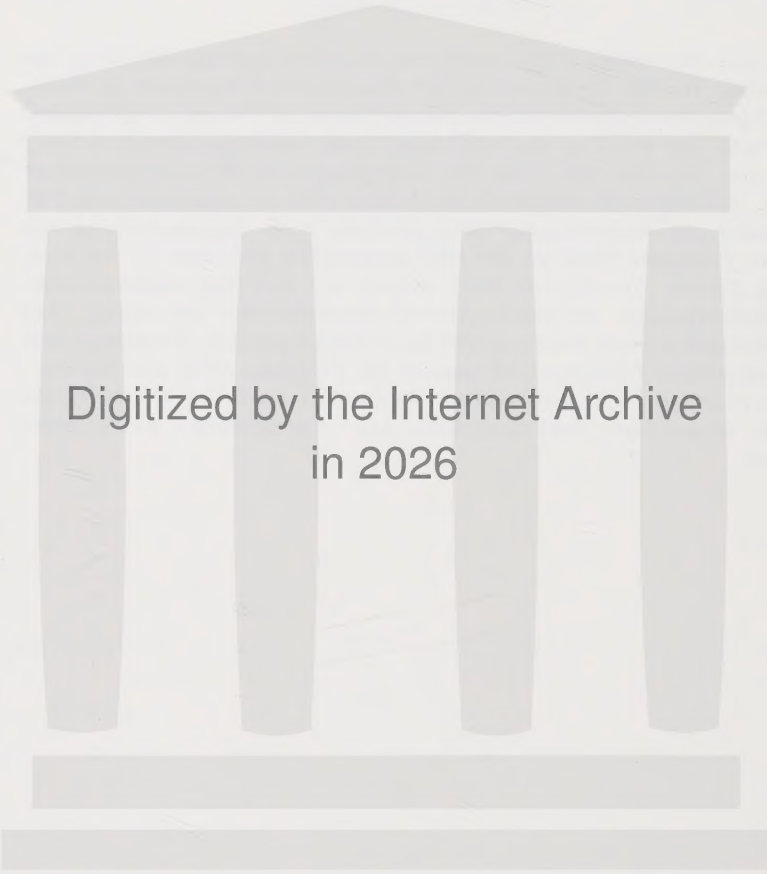
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1949



CURRICULUM VITÆ

Am 23. September 1921 wurde ich in Olten geboren als Sohn des Dr. Werner Hodler, Professors an der Kantonalen Lehranstalt in Olten, und Bürgers von Gurzelen (Bern). Nach Besuch der Primar- und Bezirksschule trat ich 1937 in die Kantonale Lehrerbildungsanstalt in Solothurn ein, wo ich mir 1941 das solothurnische Primarlehrerpatent erwarb. Nachdem ich während des Jahres 1941 an verschiedenen Primarschulen als Stellvertreter tätig gewesen war, immatrikulierte ich mich im Frühjahr 1942 an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Im Herbst 1945 erwarb ich mir das solothurnische Bezirkslehrerpatent technisch-naturwissenschaftlicher Richtung. Ich setzte daraufhin mein Studium fort im Hinblick auf eine Promotion mit dem Hauptfach Zoologie, und begann im Frühjahr 1946 mit der vorliegenden Arbeit. Während meiner Studienzeit hatte ich beträchtliche Ausfälle wegen der Rekrutenschule und verschiedener Aktivdienstperioden.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Untersuchungen über die Entwicklung von Sacralwirbel und Urostyl bei den Anuren

Ein Beitrag zur Deutung des anuren Amphibientypus

von

Felix HODLER

Mit 15 Textabbildungen und 9 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
A. Die Problemstellung	748
B. Material und Methode	749
1. Fang und Zucht	749
2. Operationstechnik	750
3. Mikrotechnik	750
4. Entwicklungsstadien	751
C. Anatomische Verhältnisse der Wirbelsäule und des Beckens	753
D. Morphologische Untersuchung über die Entwicklung der Wirbelsäule	755
1. <i>Xenopus laevis</i>	755
2. <i>Alytes obstetricans</i>	758
3. <i>Rana temporaria</i>	760
4. Zusammenfassung der morphologischen Untersuchung	762
E. Experimenteller Teil	769
F. Diskussion	778
1. Wirbelanlagen des Steissbeins	778
2. Bedeutung des Larvenschwanzes	780
3. Phylogenie des Anurentypus	784
G. Zusammenfassung	788
H. Literaturverzeichnis	788

A. DIE PROBLEMSTELLUNG

Hinter dem Sacrum¹ folgen bei den Urodelen getrennte Schwanzwirbel; bei den Anuren hingegen setzt ein kompakter Knochenstab an, das sog. Steissbein (*Os coccygis*, Urostyl). Ueber die Entstehung desselben herrschen in der Literatur sehr verschiedene Ansichten. Es war zu vermuten, dass dieses Steissbein nicht einfach als 10. Wirbel bezeichnet werden könne, wie dies in ältern Lehrbüchern etwa getan wird, sondern dass es das Verschmelzungsprodukt mehrerer Wirbel darstelle.

Festzustellen, ob in der Ontogenese überhaupt noch solche Einzelwirbel angelegt werden, den Zeitpunkt und die Art ihrer Verschmelzung zu prüfen, und wenn möglich die Anzahl der beteiligten Wirbel zu bestimmen, war Hauptziel dieser Untersuchung, die mir von Herrn Prof. Dr. H. STEINER übertragen wurde.

Anhand dieser Befunde liess sich dann vielleicht etwas aussagen über die phylogenetischen Beziehungen zu andern Gruppen, speziell auch auf Grund eines Vergleiches mit palaeontologischen Funden.

Für die Untersuchungen wurden 3 Arten gewählt:

1. *Xenopus laevis* Daud. als Vertreter der *Pipidae* unter den *Aglossa* (U. Ordg. *Opistocoela*)
2. *Alytes obstetricans* Laur. als Vertreter der *Discoglossidae* unter den arciferen *Phaneroglossa* (*Opistocoela*)
3. *Rana temporaria* L. als Vertreter der *Ranidae* unter den firmisternen *Phaneroglossa* (*Displasio-coela*).

Von diesen drei Arten wurden Tiere in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht, und so die Genese des hintern Wirbelsäuleabschnittes festgestellt.

¹ Ich verwende hier in Uebereinstimmung mit andern Autoren den ursprünglich aus der menschlichen Anatomie übernommenen Begriff „Sacrum“ im erweiterten Sinne als diejenige Wirbelregion — bei den Anuren meist nur ein Wirbel — die die Verbindung mit dem Beckengürtel aufnimmt und dementsprechend umgestaltet ist, also synonym mit der Bezeichnung „Sacralwirbel“.

Bei den anschliessenden entwicklungsmechanischen Untersuchungen war die Fragestellung die folgende:

Können an Sacrum und Urostyl durch irgendwelche entwicklungsmechanische Einflüsse Veränderungen erzielt werden, welche Schlussfolgerungen betr. ihre phylogenetische Entwicklung erlauben? Anders ausgedrückt: Könnte z. B. durch Rückversetzung der jungen Hinterbein- und Beckenanlage der Larve in ein hinteres Schwanzsegment die Wirbelsäule veranlasst werden, erst weiter hinten ein Sacrum zu bilden? Oder umgekehrt: Wird bei Exstirpation der Bein- und Beckenanlage trotzdem ein Sacrum gebildet, oder fällt dieses aus? — Wie sich später zeigte, war die Frage voll berechtigt bezüglich der Ausbildung des Sacralwirbels, hingegen ist mir eine Beeinflussung des Urostyls auf diesem Wege nicht gelungen.

Es ist mir ein Bedürfnis, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. STEINER, meinen herzlichen Dank auszusprechen für die zahlreichen Wegleitungen und Ratschläge, sowie für das teilnehmende Interesse, mit dem er dem Fortgang meiner Arbeit stets folgte. Auch Herrn Prof. Dr. E. HADORN, dem Direktor des Zoologischen Institutes, sowie Herrn P. D. Dr. E. KUHN, Konservator am Zoologischen Museum danke ich herzlich für wertvolle Anregungen auf den Gebieten der Entwicklungsphysiologie, bzw. Palaeontologie. Der CIBA Aktiengesellschaft Basel bin ich zu Dank verpflichtet für die zuvorkommende Ueberlassung zweier Sendungen von *Xenopus*-Larven.

B. MATERIAL UND METHODE

1. FANG UND ZUCHT.

Die *Xenopus*-Larven hielt ich in Aquarien mit Heizung und Thermostat bei $24^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ und fütterte sie nach den Angaben von GASCHE (1943) mit Brennesselpulver. Alle 2—3 Tage wurde das Wasser gewechselt.

Das *Alytes*-Material stammte ausschliesslich aus den Weihern der Ziegelhütte Hägendorf AG. bei Olten. In den Tümpeln auf dem Areal der Ziegelfabrik fand ich im Sommer 1946 stets zahl-

reiche Alyteslarven in allen Entwicklungsstadien. Ein Grossteil davon waren überwinterte Larven von 40—65 mm Länge, in oder kurz vor der Metamorphose. Die Tiere wurden in Gläsern gehalten, mit ihrer natürlichen Nahrung (Algen, Wasserpflanzen, Detritus etc.) gefüttert und in bestimmten Entwicklungsstadien fixiert.

Von *Rana temporaria* sammelte ich Laichklumpen aus der Nähe von Zürich und Olten. Die Larven wurden ebenfalls mit Algen gefüttert, unter gelegentlicher Beigabe von „Georg Bartmanns Universalfischfutter“ und kleinen Stücken roher Milz. Die Serie für die morphologische Untersuchung wurde bei konstanter Temperatur von 20—20,5°C gezogen, die übrigen Serien bei Zimmertemperatur.

Die operierten Tiere von *Xenopus* und *Rana* wurden in ca. 2dl fassenden Trinkgläsern einzeln gehalten.

Zur spätern Fixierung der Stadien wurden bei allen Serien genaue Wachstumskontrollen durchgeführt.

2. OPERATIONSTECHNIK.

Für die Exstirpationen und Transplantationen wurden die Tiere in 0,05—0,07% Chloreton narkotisiert und in einem Operationsbett aus Wachs behandelt. Als Operationsmesser erwiesen sich 1—2 mm breite Splitter einer dünnen Rasierklinge als geeignet. Sie wurden in einem Nadelhalter festgeklemmt und konnten nach 1—2-maligem Gebrauch erneuert werden.

3. MIKROTECHNIK.

Die technische Behandlung der Objekte war die folgende: Narkotisierung in Chloreton 0,05—0,07% (bei Tieren mit Luftatmung in Schwefeläther). Fixierung für Schnittpräparate in Bouin oder Susa (s. ROMEIS 1932), Entkalkung in 5% Salpetersäure, Einbettung in Paraffin, Mikrotomschnitte von 14—15 μ Dicke (für junge Stadien 10 μ), Kernfärbung in Hämalaun, Plasmafärbung in Eosin (wässrig oder alkoholisch), Knorpelfärbung in Bismarckbraun nach Weigert (s. LEE und MAYER 1910). Letztere war für meine Zwecke vorteilhaft, da sich der Knorpel bei schwacher Bismarckbraunfärbung schön goldgelb abhebt.

Für die Herstellung von Aufhellungs-Totalpräparaten folgte ich einer von LUNDVALL und SPALTEHOLZ angegebenen und von STEINER (1922) verbesserten Methode: Die Tiere wurden nach Fixierung (meist in 10% Formalin) enthäutet und in 3% H_2O_2 gebleicht, in fließendem Wasser ausgewaschen, sodann 10—24 Stunden in 3% Methylgrün (gelöst in 70%igem Alkohol mit einigen Tropfen Eisessig) gefärbt. Nach mehrmaligem Auswaschen in 70%igem Alkohol wurden die Objekte übergeführt in Alkohol 96%, absoluten Alkohol, 2—3-mal gewechseltes Benzol und in ein Gemisch von Wintergrünöl-Isosafrol im Verhältnis 5: 27. In dieser Einschlussflüssigkeit werden alle Gewebe bis zur Durchsichtigkeit aufgehellt und die scharf blaugrün gefärbten Knorpelteile des Skeletts treten röntgenbildartig hervor.

4. ENTWICKLUNGSSTADIEN.

Ich fand darüber nur spärliche Literaturangaben. Die meisten Stadien-Einteilungen reichen nur bis zum Ausschlüpfen oder wenig weiter (vgl. WEISZ 1945, SHUMWAY 1940, POLLISTER & MOORE 1937), während für meine Untersuchungen vor allem ältere Larvenstadien und Metamorphosestadien von Wichtigkeit waren.

Ich versuchte deshalb eine für meine Zwecke brauchbare Tabelle (Tab. 2) zusammenzustellen, wobei ich für die Stadien vor Schluss der Operkularfalte die Tabelle von SHUMWAY (1940) benutzte und diese Stadien mit „Sh“ (z. B. Sh 25) bezeichnete. Für

TABELLE 1. — *Besonders charakteristische Metamorphosestadien von Xenopus laevis (vgl. GASCHE 1944, Tab. 4).*

Meta- morphose- stadium	Umwandlungsmerkmale
1	V'beine vor max. 24 Std. durchgestossen.
4	Fühler eher larval, event. etwas schlaff.
5	Fühler deutlich in Resorption (kürzer).
6	Körper „Geigenform“.
7	Fühler bis auf etwa 1—2 mm resorbiert, Flossensaum ev. Beginn d. Resorption.
8	Flossensaum deutl. schmaler, Schwanz etwas kürzer.
11	Schwanzstummel 3—4 mm lang.
15	Schwanz bis auf einen unbedeutenden Höcker resorbiert, Stadium „Jungkrallefrosch“.

die Abgrenzung der spätern Larvenstadien zog ich teilweise die Tabellen von TSCHERNOFF (aus MANGOLD 1929, S. 300) und von BLACHER (aus POLEZHAYEV 1946, S. 141) zu Rate.

Die Metamorphose definierte ich in Uebereinstimmung mit den meisten Forschern als vom Durchbruch der Vorderbeine bis zur völligen Resorption des Schwanzes dauernd. Für *Xenopus* fand ich bei GASCHE (1944) eine sehr gute Einteilung dieser Stadien. Ich habe diese Einteilung übernommen und die entsprechenden Stadien mit „G“ (z. B. G 3 etc.) bezeichnet.

Von den 15 unterschiedenen Metamorphosestadien weisen einige

TABELLE 2. — Einteilung der Anurenentwicklung.

Stadium	Stadienbeschreibung		<i>Alytes</i>	<i>Xenopus</i>	<i>Rana</i>
I.	Beinknospenstadium: Vom Schluss d. Operkular- falte ¹ bis zur Larve mit undifferenzierter. ca. 2/1- H'beinknospe ²	Alter Wo	?	2	4- 5
		Grösse T	20-35	20-25	25-30
		» Rumpf	8-15	7- 9	8-12
		» H'bein	1- 2	1- 2	1- 2
II.	Fussplattenstadium: Differenzierung d. H'bein- knospe bis z. Fussplatte m. 5 deutlichen Zehenan- lagen ³	Alter Wo	?	3	5- 6
		Grösse T	35-60	25-30	30-35
		» Rumpf	13-20	8-10	11-13
		» H'bein	2- 3	2- 3	2- 3
III.	Hinterbeinstadium: Vom gut ausgebildeten Hinterbein mit 5 Zehen bis zur Metamorphose.	Alter Wo	?	4- 5	6- 7
		Grösse T	60-65	30-45	35-37
		» Rumpf	20-22	13-14	12-13
		» H'bein	4-10	3-10	4-10
M	Metamorphosebeginn: Durchbruch der Vorder- beine	Alter Wo	?	5	7
		Grösse T	55-65	45-50	30-36
		» Rumpf	20-22	15-20	12-13
		» H'bein	10-20	10-15	10-12
	Metamorphose: Durch- bruch der Vorderbeine bis zur völligen Schwanzre- sorption	Es ent- sprechen sich:	Schwanz länge: 40- 0	Gasche- stadien G2-G15	Schwanz länge: 20- 0
	Dauer der Metamorphose:	Tage:	ca. 15	ca. 15	ca. 5

Legende: Alter Wo = Alter in Wochen nach Eiablage.

Grösse T = Totale Länge: Schnauzen — Schwanzspitze.

» Rumpf = Rumpflänge: Schnauzenspitze — Ende der Bauchhöhle.

Alle Grössenangaben in mm.

¹ Vgl. SHUMWAY 1940, Stadium 25.

² Vgl. MANGOLD 1929, Abb. 5 d.

³ Vgl. POLEZHAYEV 1946, Stadium I c, oder auch MANGOLD 1929, Abb. 5 i.

besonders charakteristische Umwandlungsmerkmale auf, die ich nach GASCHÉ in der Tabelle 1 auf S. 751 zusammenstellte.

Für *Alytes* und *Rana* fand ich keine diesbezüglichen Literaturangaben und definierte verschiedene Metamorphosestadien nach der Länge des in Resorption begriffenen Schwanzes. Wenn es auch nicht leicht ist, durch ein einziges Merkmal den ganzen Komplex der Metamorphose zu charakterisieren, so ist doch die Schwanzlänge einigermassen bezeichnend für die Entwicklungsphase dieser Metamorphose und hat überdies den Vorteil, gut messbar zu sein. Eine genaue Einteilung würde ausserdem sehr umfangreiche Untersuchungen erfordern.

So ergab sich Tabelle 2 auf S. 752.

C. ANATOMISCHE VERHÄLTNISSE DER WIRBELSÄULE UND DES BECKENS

Die adulte Anurenwirbelsäule enthält in der Regel 8 prä-sacrale Wirbel, von denen mit Ausnahme der ersten alle kurze Querfortsätze tragen. Es folgen ein Sacralwirbel und das aus einigen getrennten Anlagen verschmolzene Steissbein. Der Sacralwirbel fällt vor allem durch seine grossen verlängerten Querfortsätze auf, die die Verbindung mit dem Becken herstellen. Dieses letztere entsteht im Laufe der Entwicklung am Grunde der Hinterbeinanlage und sendet jederseits eine lange Knochenspanne, das Darmbein (*Os ilium*), schräg nach vorn an die Wirbelsäule hinauf (s. Abb. 1).

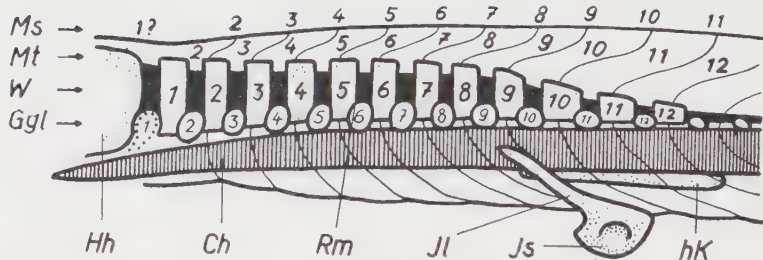
Ein Wort noch über die Segmentbezeichnung: Nach GAUPP (1896) und andern Autoren wird der Nerv zwischen dem Schädel und dem ersten Wirbel, der sog. *Nervus sub-occipitalis*, bei den Anurenlarven angelegt, verschwindet aber dann. Demnach ist der vorderste adulte Spinalnerv als *Nervus spinalis* II. zu bezeichnen. Die Wirbel liegen intersegmental, die Ganglien segmental.

Dies wurde schematisch dargestellt in Abb. 1.

Es fällt dabei auf, dass zum 1. Wirbel, dem sog. „Atlas“, kein Myoseptum gehört. In einem Präparat habe ich allerdings schwache Andeutungen eines 1. Myoseptums an der Hinterkante des Schädels gefunden, was darauf hinweisen würde, dass das 1. Myotom in die Kopfmuskulatur eingegangen wäre und das 2. Muskelsegment bis

Abb. 1.

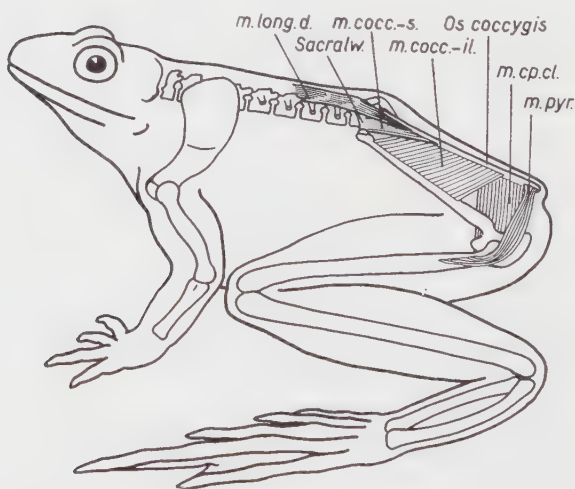
Schematische Darstellung der Wirbel, Spinalganglien und Muskelsegmente einer Anurenlarve.



Legende: Hh = Hinterhaupt, Ch = Chorda, Rm = Rückenmark, Il = Ilium, Is = Ischium, hK = hypochordaler Knorpel. Die Nummerierung betrifft in den Reihen: Ms = Myosepten, Mt = Myotome, W = Wirbel, Ggl = Spinalganglien.

Abb. 2.

Steissbeinmuskulatur des Frosches (ca. nat. Gr.).



Legende: m. long. d. = Musculus longissimus dorsi, m. coccyg.-s. = M. coccygeo-sacralis, m. coccyg.-il. = M. coccygeo-iliacus, m. cp. cl. = M. compressor cloacae, m. pyr. = M. pyriformis.

an das Hinterhaupt nach vorn reichen würde. Das ganze Hinterhauptproblem ist jedoch noch so umstritten, dass zu seiner Abklärung weitere Untersuchungen nötig wären.

Im Verlauf der Larvenentwicklung treten weitere Differenzierungen auf, von denen hier nur diejenigen genannt seien, die für meine Problemstellung von Bedeutung sind.

Die Querfortsätze am 9. Wirbel wachsen stark aus und nehmen die Verbindung mit den ebenfalls sehr langen Ilia auf, so eine feste Verankerung für das Becken und die kräftigen Sprungbeine bildend. Ebenfalls in den Dienst der Hüpffunktion treten kräftige Muskeln. Ich erwähne hier nur diejenigen, die an dem nun zu einem Knochenstab gewordenen Steissbein inserieren. Es sind der *M. longissimus dorsi*, *M. coccygeo-sacralis*, *M. coccygeo-iliacus*, *M. compressor cloacae* und der *M. pyriiformis*. Ihre funktionelle Bedeutung liegt vor allem in einer Versteifung des Beckens gegen die Wirbelsäule und in der Aufrichtung des Körpers im Moment des Sprunges. Ihre Ausdehnung und Insertion ist aus der Abb. 2 ersichtlich. Für die nähere Beschreibung verweise ich auf die einschlägigen Werke (GAUPP 1896, BIGALKE 1926 u.a.).

D. MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNG

1. ENTWICKLUNG DER WIRBELSÄULE VON *Xenopus laevis* Daud. (Definition der Stadien s. Tab. 1 und 2.)

Stadium I.

In frühen Stadium I wird das Primordialeranium vorknorpelig angelegt. Von Wirbeln ist noch nichts zu sehen. Im mittleren Stadium I (Grösse 20 mm, H'beinknospe 1/1) finden wir schon die Anlagen der ersten 9—10 Wirbel, und gegen Ende des I. Stadiums sind vorknorpelige Anlagen bis zum 11. und 12. Wirbel da und erste Spuren des hypochordalen Knorpels (vgl. Abb. 1, hK).

Stadium II.

Anlagen bis zum 11. Wirbel sind knorpelig oder vorknorpelig zu finden. Ventral der Chorda verläuft vom Kopf bis etwa ins 12. Myoseptum ein Strang, der vorne bindegewebig ist, ungefähr vom

7. Myoseptum an vorknorpelige Struktur annimmt, aber erst im 10.—11. Myoseptum seine stärkste Entwicklung zeigt ¹.

Stadium III.

Im III. Stadium geht die weitere Ausgestaltung der Wirbel vor sich. Am 2.—4. Wirbel bilden sich Querfortsätze und Rippen mit eigenen Knorpelzentren in den entsprechenden Myosepten. Auch die Prä- und Postzygapophysen bilden sich. Die Verknöcherung beginnt, und ihre ersten Stufen schreiten bis zum 9. Wirbel fort. Der hypochondrale Knorpel verläuft unter der ganzen Wirbelsäule kontinuierlich bis fast gegen das 14. Myoseptum. Das Ilium beginnt von der im 9. Segment gelegenen Hinterextremitätenanlage her in der Gegend von Myoseptum 8—9 nach oben zu wachsen.

Stadium M = G 1.

Zu Metamorphosebeginn sind Anlagen von 11—12 Wirbeln vorhanden, die drei letzten sog. Steissbeinwirbel aber noch meist getrennt. Das Ilium reicht bis gegen die Wirbelsäule herauf; von einer Diapophyse am 9. Wirbel ist aber noch nichts zu sehen. Bei W. 2—4 jedoch finden sich Querfortsätze und deutliche Rippen. Der hypochondrale Knorpel ist verstärkt; die Verknöcherung erreicht W. 10.

Stadien G 2—4.

Das Sacrum bildet sich allmählich. Wirbel 9 und in einem Falle auch W. 10 rechts zeigen Anlagen von Querfortsätzen, während an den davorliegenden Wirbeln 5—8 noch nichts zu sehen ist.

Stadien G 5—6.

Es zeigen sich Ansätze zu Diapophysen am 9., in manchen Fällen auch einseitig oder beidseitig am 10. Wirbel. Der Sacralwirbel ist also bei *Xenopus* nicht immer der neunte, sondern es treten relativ häufig Variationen auf (s. a. Tab. 3). Der *Musculus coccygeo-sacralis* und die zwischen den Querfortsätzen der Wirbel

¹ Der Meinung von Mookerjee (1939), dass dieser Strang seiner Anlage nach im vordern Teil der Wirbelsäule etwas anderes darstelle als in der hintern Partie, wo er später an der Bildung des Steissbeins teilnimmt, kann ich nicht entschieden beitreten, da ich verschiedentlich in Längsschnitten diesen hypochondralen Knorpel als durchgehenden Strang von vorne bis in den Steissbeinabschnitt feststellte.

ausgespannten *Mm. intertransversarii* der adulten Rumpfmuskulatur sind in Bildung begriffen.

Stadien G 7—8.

Anlagen von W. 10, 11 und 12 sind überall nachweisbar, in einzelnen Fällen separat, meist aber an der Basis miteinander verschmolzen. Die Querfortsätze des Sacralwirbels nehmen an Grösse zu. Deutlich abgetrennte Knorpelkappen liegen aussen auf diesen Querfortsätzen, welche wohl als entwicklungsgeschichtliche Rippenrudimente gedeutet werden können (vgl. Abb.14). Der hypochordale Knorpel ist immer noch gut ausgebildet.

Stadien G 9—10.

Die Querfortsätze am Sacralwirbel sind deutlich, die Verbindung mit dem Ilium scheint aber noch nicht hergestellt zu sein, obschon die Spitze des letztern sogar bis zum 8. Wirbel nach vorn reicht. Wirbel 10 und 11 sind miteinander verwachsen. Ein dicker hypochordaler Knorpel reicht ungefähr vom 10. bis zum 12. Myoseptum, während sein vorderer Abschnitt sich wieder zurückgebildet hat.

Stadium G 11.

Die Verhältnisse sind wenig verändert. Auch am 8. und 7. Wirbel sind erste Spuren von Diapophysen zu sehen. Ausser den Wirbeln 2—4 trägt auch der 5. in einzelnen Fällen eine schwache Rippe, oft nur einseitig.

Nach Metamorphose.

Auch nach der Metamorphose gehen noch Wachstumsvorgänge in der Wirbelsäule vor sich. Die bindegewebige Anheftung des Sacralwirbels an die Ilia geschieht erst gegen Ende oder nach Abschluss der Metamorphose, nachdem die Querfortsätze des Sacralwirbels stark an Länge und Breite zugenommen haben. Auch das Steissbein nimmt noch an Länge zu; nach dem Schwunde der Chorda verschmelzen seine dorsalen Teile mit dem hypochordalen Anteil und das Ganze verknöchert. Dabei verwächst das Steissbein bei *Xenopus* mit dem Wirbelkörper des 9. Wirbels.

2. ENTWICKLUNG DER WIRBELSÄULE VON *Alytes obstetricans* Laur.

(Definition der Stadien s. Tab. 2, vgl. a. Abb. 3 -5.)

Stadium Sh 25.

In frisch geschlüpften 14 mm langen Larven, die bei *Alytes* schon innere Kiemen tragen und also etwa dem Stadium Sh 25 entsprechen würden, ist der Primordialschädel vorknorpelig, jedoch noch keine Wirbelanlage gebildet.

Stadium I.

Auch im frühen I. Stadium (20 mm Länge) fehlen noch Wirbel, doch treffen wir im mittlern und spätern Stadium I schon 9 Anlagen und Spuren eines 10. Wirbels. Die Hinterbeinanlage lässt erste Differenzierungen der grössern Skelettelemente als Vorknorpel erkennen.

Stadium II.

Wirbelanlagen bis zum 10. und später 11. sind festzustellen, bis zum 4. Wirbel mit Gelenk- und Querfortsätzen. Eine erste Spur des hypochondalen Knorpels tritt im 10. Myoseptum auf und breitet sich im Laufe des II. Stadiums auch ins 9. und 11. Myoseptum aus. Das Ilium beginnt von der Beckenanlage aus dorsalwärts zu wachsen. Noch keine Verknöcherung.

Stadium III.

Die knorpeligen Anlagen des 10. und 11. Wirbels verschmelzen der Länge nach an ihrer Basis. Zygapophysen finden wir bis zum 9. Wirbel. Der hypochondale Knorpel zieht vorknorpelig vom 9.—11. Myoseptum; eine bindegewebige Fortsetzung reicht bis zum 7. Myoseptum nach vorn und zum 12. Myoseptum nach hinten. Die Spitze des Iliums stösst dorsalwärts bis etwa zur Mitte des Abstandes zwischen Becken und Wirbelsäule. Die Verknöcherung hat eingesetzt und ist im Laufe des III. Larvenstadiums bis zum 9. Wirbel vorgedrungen.

Stadium M.

Zu Metamorphosebeginn sind Wirbel 1—9 gut ausdifferenziert. Am 9. Wirbel wachsen die Diapophysen weiter aus, sodass sie bald diejenigen des 8. Wirbels an Länge übertreffen. Der 10. Wirbel hat

einen Neuralbogen und oft auch schwache Querfortsätze. Er ist mit dem 11. Wirbel meist verwachsen; hie und da schliesst sich die Anlage eines 12. Wirbels an. Der hypochordale Knorpel ist deutlich, mit scharf abgegrenztem Hinterende. Die Adult-Wirbelsäulenmuskulatur ist im Entstehen.

Stadium 40 (= mm Schwanzlänge).

Erster Beginn einer Schwanzreduktion nach Vorderbeindurchbruch. Tiere, deren Schwanz bei Metamorphosebeginn nicht über 40 mm lang war, erreichen dieses Stadium nicht. Die Wirbelsäule ist wenig verändert. Wirbel 9 zeigt einen deutlich verlängerten Querfortsatz. Das Ilium reicht bis zur Höhe des 9. Wirbels, ist aber noch ohne Verbindung mit dem Sacralwirbel.

Stadium 35.

Die Präparate zeigen: Verbreiterung und Verlängerung der Querfortsätze von Wirbel 9, noch ohne Berührung des Iliums. Gute Ausbildung von Wirbel 10 mit zwei Gelenkflächen gegen den Sacralwirbel, einem Wirbelbogen um das Rückenmark herum, und oft kleinen Querfortsätzen. Ueberall existiert ein 11. Wirbel mit Andeutung eines Bogens, während von einem 12. nicht selten kleine Knorpelkerne vorhanden sind. Der hypochordale Knorpel ist überall deutlich und gross. Er reicht vom 9.—12. Myoseptum. Die Coccygealmuskulatur ist angelegt.

Stadien 30 — 5.

Da sich die Schwanzreduktion zwischen den Stadien 30 und 5 relativ sehr rasch abspielt (in 6—8 Tagen), geht in dieser Zeit keine der Anzahl der Stadien entsprechende starke Umwandlung im Skelett vor sich, sodass die Stadien zusammengefasst besprochen werden können.

Der Schwanz wird resorbiert, der Habitus krötenartig, das Tier geht ungefähr im Stadium 15 an Land. Die Querfortsätze des Sacralwirbels wachsen in die Länge und Breite und erreichen etwa im Stadium 15 das Ilium, dessen Spitze bis gegen das 8. Myoseptum nach vorn gestossen ist. Im Steissbeinabschnitt sind überall Wirbelanlagen des 10., 11., oft 12. und hie und da eines 13. Wirbels nachweisbar; die Variabilität von Individuum zu Individuum ist ziemlich gross (s. Tab. 4). Die knorpeligen Steissbeinwirbel verwachsen

an ihrer Basis miteinander. Die Verknöcherung wird stärker und beginnt auch am 10. und 11. Wirbel. Auch die Ilia und der hypochondrale Knorpel tragen eine dünne perichondrale Knochenschicht.

Stadium O.

Endstadium der Metamorphose. Der Schwanz ist ganz oder bis auf einen kleinen Höcker reduziert. (Durchschnittl. Rumpflänge 21,5 mm, H'beine 28 mm.) Wirbel 10 und 11 sind durchwegs verwachsen; Wirbel 10 mit gut ausgebildetem Neuralbogen, mit Querfortsätzen und zwei Gelenkflächen gegen Wirbel 9. Der hypochondrale Knorpel ist stark entwickelt, mit kolbigem Hinterende. Er hat sich nach oben verlagert, da die Chorda resorbiert worden ist, und ist in Verknöcherung begriffen.

Nach Metamorphose.

Während des Wachstums der Jungkröte nach der Metamorphose werden auch Sacralregion und Steissbein weiter vergrößert und erleiden eine immer stärkere Verknöcherung, sodass in der adulten Geburtshelferkröte nur noch die Gelenkflächen und die Enden der Querfortsätze knorpelig bleiben. Interessant ist, dass auch beim adulten Tier das erste Paar Querfortsätze am Steissbein, vom 10. Wirbel herstammend, knöchern ausgebildet erhalten bleibt.

3. ENTWICKLUNG DER WIRBELSÄULE VON *Rana temporaria* L. (Definition der Stadien s. Tab. 2.)

Stadium Sh 25.

Junglarve mit innern Kiemen. Die ersten Anlagen des knorpeligen Primordialcraniums treten auf. Ausbildung der Kiemenbögen und der Hornkiefer. Die Hinterbeinknospe als undifferenzierte Zellanhäufung liegt zwischen dem 8. und 9. Myoseptum. 25—30 Myotome sind zu zählen.

Stadium I.

Hinter dem knorpeligen Primordialcranium sind noch keine Wirbelanlagen zu finden. Vorder- und Hinterbeinknospe sind noch undifferenziert. — Dann folgt ein ziemlich unvermitteltes Auf-

treten der ersten Bogenbasenstücke bis zum 8. und 9. Wirbel nach hinten. Wirbel 1 ist an seiner Basis mit dem Hinterhaupt verschmolzen. Einen *Nervus suboccipitalis* konnte ich nicht mehr nachweisen. Im spätern Stadium I finden wir ein seitliches Hinaufwachsen der Neuralbögen und die Anlage der Diapophysen 2 und 3. In der Hinterbeinknospe ist eine erste vorknorpelige Differenzierung von Femur, Tibia und Fibula zu sehen.

Stadium II.

Die Wirbelanlagen 1—10 sind gebildet, ebenso eine erste Anlage des hypochondralen Knorpels in der Steissbeinregion. Diapophysen 2—4 sind da, jedoch noch keine Diapophysen am 9. Wirbel, wo sich dann später das Sacrum bilden wird.

Stadium III.

Hinter dem 10. Wirbel bildet sich in den meisten Fällen noch die Anlage eines 11. Die Wirbel 2—4 entwickeln stärkere Querfortsätze; ebenfalls beginnt die Diapophyse 9 früher auszuwachsen als die dazwischenliegenden Diapophysen 5—8. Das Ilium stösst im 9. Myoseptum nach oben zur Artikulation mit dem Sacralwirbel. Die Rumpfwirbel bilden Gelenk- und Querfortsätze und die linken und rechten Hälften jedes Neuralbogens haben sich dorsal des Rückenmarks zur Spange geschlossen. Am Wirbelkörper des 9. Wirbels bilden sich hinten zwei Gelenkköpfe zur Artikulation mit dem Wirbel 10. Dieser besteht aus zwei Knorpelblöcken beidseits des Rückenmarks, von denen jeder einen Neuralfortsatz dorsalwärts schickt. Diese Fortsätze verschmelzen ebenfalls später zum Neuralbogen. Bei *Rana* werden nur sehr selten auch am 10. Wirbel kleine Diapophysen ausgebildet. Bald dehnt sich die Anlage des 10. Wirbels auch kaudalwärts weiter aus und verschmilzt mit dem 11. Wirbelrudiment, das als schmales Knorpelstück beidseits des Rückenmarks zwischen dem 11. und 12. Spinalganglion liegt.

Der hypochondrale Knorpel nimmt im III. Larvenstadium eine starke Entwicklung. Er erstreckt sich meist zwischen dem 10. und 12. Myoseptum und bildet sich zu einem kräftigen Knorpelstab aus mit kolbig verdicktem Hinterende. Die Verknöcherung hat im Kopfgebiet und in den langen Röhrenknochen (Ilium, Femur etc.) begonnen, und der Beginn der Knochenbildung ist im Anfang

des III. Stadiums bis etwa zum 6., später bis zum 10. und 11. Wirbel und zum hypochondralen Knorpel zu sehen. Im Rumpfabschnitt sind es die Neuralbogen, die am frühesten eine äussere Knochenlage erhalten.

Stadium M.

Bei Metamorphosebeginn sind alle Rumpfwirbel gut ausgebildet. Die Wirbelbogen sind schon stark verknöchert, die Wirbelkörper, Quer- und Gelenkfortsätze aber noch knorpelig, wenn auch mit dünner Knochenschicht. Die Diapophysen am Sacralwirbel sind in den meisten Fällen schon gross ausgewachsen und haben gelenkige Verbindung mit dem Ilium aufgenommen (vgl. *Xenopus*). Die Anlagen des 10. und 11. Wirbels sind jederseits zu einer Längsleiste verschmolzen und häufig ist auch noch der Knorpelkern eines 12. Wirbels vorhanden, der ebenfalls sehr bald mit dem Wirbel 11 verwächst.

Metamorphosestadien. (Schwanzreduktion 20 mm bis 0 mm.)

Da die Metamorphose bei *Rana* nur 4—5 Tage dauert, geschehen am Skelett in dieser Zeit nicht mehr so grosse Änderungen. Die Umwandlung betrifft hauptsächlich das Schrumpfen des Schwanzes und der Chorda, was im Steissbeinabschnitt ein Hinaufrücken des hypochondralen Knorpels an die dorsalen Elemente zur Folge hat. Damit wird die Verschmelzung zum kompakten Knochenstab, dem *Os coccygis*, eingeleitet.

Nach Metamorphose.

Auch jetzt gehen noch geringe gestaltliche Veränderungen am Skelett vor sich, indem z. B. die Querfortsätze am Sacralwirbel weiter verlängert und verstärkt werden. Auch Steissbein und Ilium passen sich natürlich den Wachstumsvorgängen des Jungfrosches an und die Verknöcherung schreitet bis zum Adultzustand ständig fort.

4. ZUSAMMENFASSUNG DER MORPHOLOGISCHEN UNTERSUCHUNG.

Obschon in der fertigen Ausbildung des Urostyls und besonders der Querfortsätze am Sacralwirbel zwischen *Xenopus*, *Alytes* und *Rana* recht grosse Unterschiede bestehen, verläuft doch die erste

Entwicklung dieses Wirbelsäuleabschnittes bei allen dreien ungefähr gleich.

So kann eine kurze Beschreibung der Entwicklung von Sacralwirbel und Urostyl anhand der nach *Alytes*-Präparaten gezeichneten Rekonstruktionen (Abb. 3—5) im grossen und ganzen für alle drei Arten gelten. Einige Unterschiede werden weiter unten angeführt.

Die erste Anlage der Wirbel stellt links und rechts je ein Knorpelkern dar, dorsal auf der Chorda aufsitzend, an der Basis des Rückenmarks (vgl. Abb. 3). Er liegt im Myoseptum, oder eng an dieses anschliessend in der caudalen Hälfte des davorliegenden Myotoms. Zwischen je zwei Wirbelanlagen entspringt ein Spinalnerv mit Ganglion. Da die Differenzierung vom Kopfe her langsam caudad fortschreitet, finden wir gegen hinten immer jüngere Stadien der Wirbelbildung.

So hat in Abb. 3 die Anlage des 9. Wirbels einen deutlichen Fortsatz zur Ausbildung eines Neuralbogens entwickelt, während das bei der 10. Wirbelanlage noch kaum der Fall ist. In Abb. 4 dagegen ist die Differenzierung des 10. W. ungefähr auf dem Stadium angelangt, auf dem in Abb. 3 der 9. W. stand, und dahinter ist die erste Spur einer 11. Wirbelanlage sichtbar. Ventral der Chorda tritt nun erstmals der hypochordale Knorpel auf, ein unpaarer, unsegmentierter, auf diesem Stadium noch vorknorpeliger Stab im Bereich des spätern Steissbeins.

In der Fortentwicklung wachsen alle diese Elemente weiter aus (vgl. Abb. 5). Die präsaclralen Wirbel bilden einen massigen Wirbelkörper (bei *Alytes* und *Xenopus* epichordal, bei *Rana* perichordal). Die beiden seitlich des Rückenmarks aufsteigenden Aeste jedes Wirbels vereinigen sich zum Neuralbogen. Prä- und Postzygapophysen wachsen aus und treten miteinander in Kontakt, und endlich bilden sich auch Diapophysen, die am 2. bis 4. Wirbel besonders ausgeprägt sind und bei *Xenopus* und *Alytes* Rippenrudimente tragen. Auch am Sacralwirbel sind die Querfortsätze relativ stark und frühzeitig entwickelt. In der postsacralen Zone dehnen sich die Wirbelbogenbasen des 10. und 11. Wirbels der Länge nach aus und verschmelzen beidseits des Rückenmarks zu einer knorpeligen Längsleiste. Oft nimmt auch noch die Anlage eines 12. und hie und da sogar eines 13. Wirbels an dieser Bildung teil. Die 10. Wirbelanlage bildet noch einen kompletten Neuralbogen und bei *Xenopus* und *Alytes* meist deutliche kleine Querfortsätze.

Sehr stark entwickelt sich der hypochordale Knorpelstab, besonders in seinem hintern Teil, der mit rundem kolbigem Ende abschliesst.

Auch das Becken hat sich weiter ausdifferenziert und schickt

ABB. 3—5.

Die Entwicklung der hintern Wirbelsäule bei *Alytes obstetricans*.

Legende: Rm = Rückenmark, Ch = Chorda, hK = hypochordaler Knorpel, Hb = H'bein
W. 9—W. 11 = Wirbelanlagen 9-11.

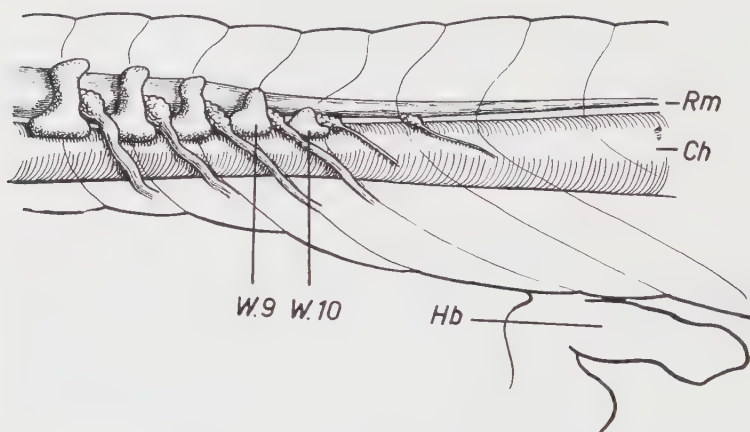


Abb. 3. *Alytes obst.*, II. Larvenstadium.

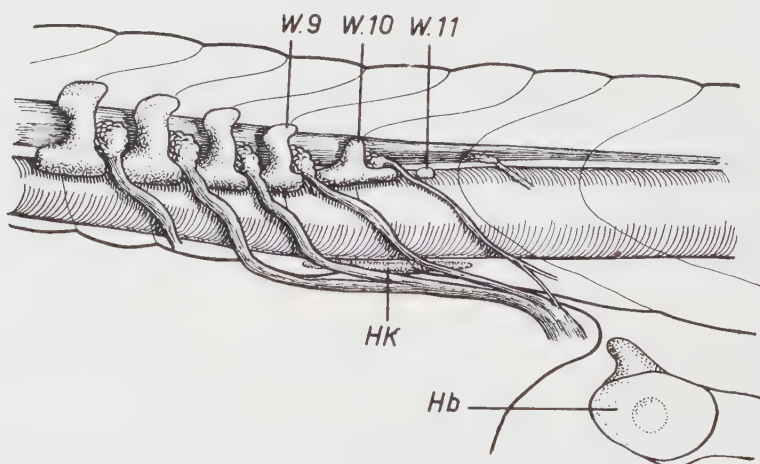
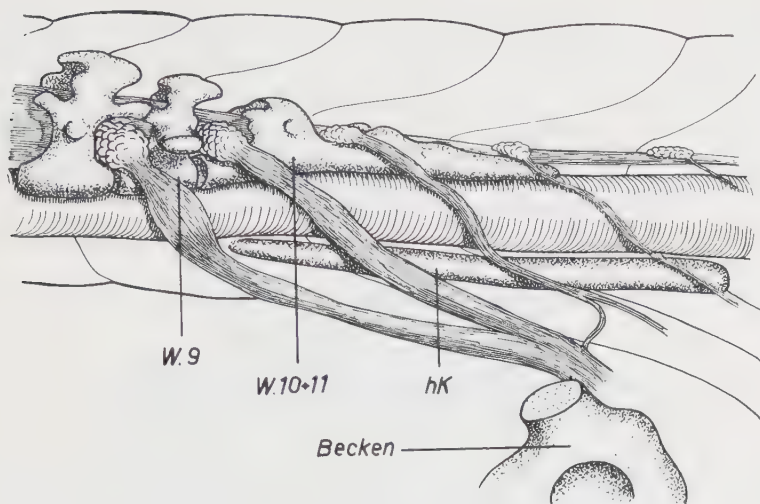


Abb. 4. *Alytes obst.*, Ende II. Stadium.

Abb. 5. *Alytes obst.*, Metamorphosebeginn.

beidseits nach vorn einen Knorpelstab, das Darmbein, an die Wirbelsäule in der Richtung der Diapophyse des Sacralwirbels.

Dies ist die Entwicklung bis zum Beginn der Metamorphose (Abb. 5). Infolge der nun mit der Schwanzresorption einsetzenden Schrumpfung der Chorda verlagert sich der hypochordale Knorpel nach oben an die dorsalen Elemente des Steissbeins und verschmilzt mit ihnen. Aus dieser Verschmelzung entsteht durch die nachfolgende Verknöcherung das eigentliche *Os coccygis*. Das Endstadium dieses Prozesses mit der starken Ausbildung der Diapophysen am Sacralwirbel, die mit den Iliä Kontakt aufnehmen, sowie die starken Muskelverbindungen vom Steissbein zum übrigen Skelett zeigt die Abb. 2.

* * *

Nach dieser mehr allgemeinen Beschreibung der Wirbelsäulenentwicklung sollen noch einige Besonderheiten und Unterschiede zwischen den drei untersuchten Arten zur Sprache kommen:

Der Umstand, dass *Xenopus* und *Alytes* zum Typus mit epichordaler, *Rana* zu jenem mit perichordaler Wirbelkörperbildung gehören, spielt im Bereich des Urostyls keine Rolle mehr, da dort

TAB. 5.

Wirbelzahl und Sacralwirbelbildung bei *Rana temporaria*.

W.	Stadien					
	II.	III.	M	20	15	5
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9	•	•	•	•	•	•
10						
11						
12						

Legende zu Tab. 3-5: Schraffierte Felder = verschmolzene Wirbelanlagen der Steissbeinregion. Schwarze Ovale = deutlich ausgebildete Diapophyse am Sacralwirbel. Schwarze Kreise = kleine Sacralwirbeldiapophyse.

Bezüglich der Beteiligung der einzelnen Wirbelanlagen an der Steissbeinbildung finden wir bei *Xenopus*, *Alytes* und *Rana* ungefähr dieselbe Verteilung, wie dies die Tabellen 3—5 zeigen.

In allen Fällen ist ein 10. Wirbel beteiligt, ebenso fast immer ein 11., ungefähr in der Hälfte der Fälle finden wir einen 12. Wirbel und in einigen wenigen Objekten einen 13. Weitere Wirbelanlagen habe ich nie festgestellt.

Eine auffallende Verschiedenheit finden wir in bezug auf den Zeitpunkt der Verschmelzung dieser Steissbeinwirbel. Während sie bei *Xenopus* erst gegen Ende der Metamorphose untereinander verwachsen, ist dies bei *Alytes* zu Beginn der Metamorphose der Fall und bei *Rana* schon im III. Larvenstadium.

Aehnliches trifft zu für die Ausgestaltung des Sacralwirbels. Bei *Alytes* und *Rana* sind schon vor Metamorphosebeginn überall Anlagen von Querfortsätzen am 9. Wirbel zu sehen und gegen Ende der Metamorphose erreichen diese die Spitze des Iliums, während bei *Xenopus* sich die Sacralwirbelfortsätze erst im Laufe der Metamorphose bilden. Der Krallenfrosch ist also in der Entwicklung des Sacrum erheblich verspätet gegenüber den andern zwei Formen, was umsomehr auffällt, als ja sein Sacralwirbel im Adultzustand viel breitere und grössere Querfortsätze aufweist als der von *Rana* und selbst von *Alytes*.

Die Erscheinung kann jedoch vom funktionellen Standpunkt aus ihre Erklärung finden: *Alytes* und noch mehr *Rana* zeichnen sich vom Moment an, wo sie an Land gehen, durch eine gute Sprungfähigkeit aus. Gerade bei ihnen kann nun eine gute Verankerung des Beckens am Sacralwirbel schon in diesem Jungfroschstadium festgestellt werden, während dies beim aquatilen *Xenopus* nicht der Fall ist.

Eine weitere sehr bedeutsame Eigenschaft bezüglich des Sacralwirbels ist seine Variabilität, die bei *Alytes* und *Rana* allerdings gering, bei *Xenopus* jedoch verhältnismässig gross ist. Meist ist der 9. Wirbel Sacralwirbel, doch bildet bei *Xenopus* in mehreren Fällen der 8. oder der 10. Wirbel ebenfalls oder sogar allein die Sacralregion. Häufig sind dabei links und rechts nicht die gleichen Wirbel beteiligt, weshalb ich in der Tab. 3 die beiden Seiten getrennt aufzeichnen musste.

Solche Variationen sind von vielen Autoren auch für *Bombinator*, *Pelobates*, *Bufo*, *Rana* u. a. Anuren angegeben worden (vgl. GOETTE 1875, HOWES 1886/93, ADOLPHI 1893/98). Sie führten VERSLUYS (1927) zu der Schlussfolgerung, dass verschiedene Wirbel die Potenz zur Sacralwirbelbildung hätten. Aus den gleichen Ueberlegungen heraus postulierten GEGENBAUR (1876), GADOW (1897), ADOLPHI (1898), PIVETEAU (1936) u. a. ein „Kopfwärtswandern“ des Sacrum im Laufe der Phylogenese.

Hier stellt sich nun die Frage: Welche Bedeutung kommt solchen Variationen zu?

Falls sie im Laufe der Entwicklungsgeschichte wirklich zu einem Kopfwärtswandern des Sacralwirbels und damit zu einer Verkürzung des Rumpfes geführt haben, müssten wir darin sicher eine selektive Bedeutung der (mutativ entstandenen) Variabilität erblicken.

Merkwürdig ist dabei aber, dass trotz diesen Variationen das Ilium immer eine Verbindung mit dem Querfortsatz des Sacralwirbels aufzunehmen imstande ist. Dies hat mich auf die Frage gebracht, ob eventuell das Becken, speziell das gewöhnlich im 9. Myoseptum nach dorsal wachsende Ilium eine Induktionswirkung auf die Wirbelsäule ausübe. Der Wirbel im entsprechenden Myoseptum würde zur Bildung eines vergrösserten Querfortsatzes veranlasst.

Diese Vorstellung wäre nach unsern heutigen Kenntnissen über Induktionsvorgänge ohne weiteres denkbar.

Um diese, vorläufig hypothetische, Induktion zu prüfen, stellte ich einige Operationsexperimente an. Sie haben zum experimentellen Teil meiner Arbeit geführt.

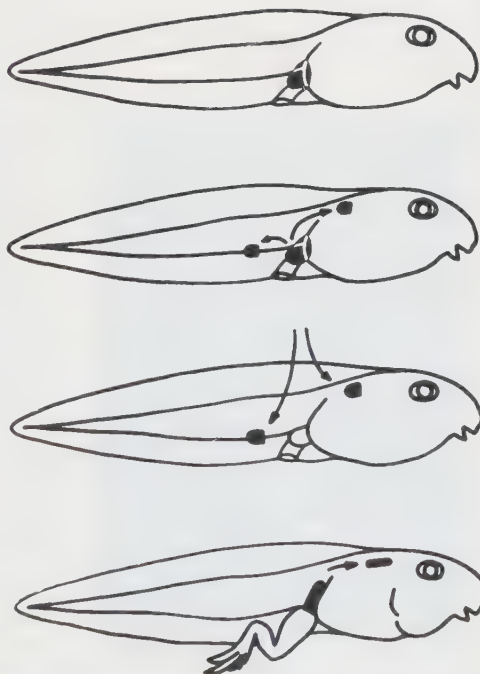
E. EXPERIMENTELLER TEIL

Es ging also um die Frage: Hat die Anlage des Beckengürtels oder generell der Hinterextremität einen Einfluss auf die Umgestaltung eines Rumpfwirbels zum Sacralwirbel, d. h. auf die Fixierung der Sacralregion der Wirbelsäule?

Zur Abklärung dieses Problems wurden folgende Operationen ausgeführt:

TABELLE 6. — Operationen an *Rana temporaria* und *Xenopus laevis*.

- 1) Ex. 1 = Exstirpation d. r. Hb-knospe
- 2) Ex. 2 = Exstirpation beider Hb-knospen
- 3) Tr. R = autoplastische Transplantation der Hb-knospe in den Rücken
- 4) Tr. S = autoplastische Transplantation der Hb-knospe in den Schwanz
- 5) Imp. R. = homoplastische Implantation d. Hb-knospe einer andern Larve in den Rücken ohne Exstirpation d. entsprech. eigenen Hb-knospe
- 6) Imp. S = entsprechende Operation in den Schwanz
- 7) Ex. II = Exstirpation des Iliums
- 8) Tr. II. = Transplantation des Iliums in den Rücken (autoplastisch)



Die Exstirpationen (1 und 2) bezweckten eine Ausschaltung des postulierten Einflusses, die Experimente 3 und 4 eine Verlagerung desselben nach vorn oder hinten in ein anderes Körpersegment. In den Operationen 5 und 6 wollte ich einen zusätzlichen Reiz schaffen ohne Störung der natürlichen Anlagen, und in den Versuchen 7 und 8 war zu prüfen, ob der Einfluss erst vom auswachsenden Ilium (als „Kontaktwirkung“) ausgehe und infolgedessen hier noch eine Beeinflussung möglich sei.

Die Operationen 1—6 wurden meist im I. Larvenstadium ausgeführt, bei 0,5—1 mm grossen Hinterbeinknospen, doch kamen vergleichshalber auch frühere und spätere (bis frühes II. Stadium) zur Ausführung; die Operationen 7 und 8 machte ich im späten III. Stadium, wenn das Ilium beginnt, nach oben auszuwachsen.

Die operierten Tiere wurden erst nach beendigter Metamorphose fixiert. Während der Metamorphose war allerdings eine ziemlich hohe Mortalität festzustellen, da es z. B. oft Tieren mit ein- oder beidseitiger Hinterbeinexstirpation nicht gelang, an Land zu steigen.

ABB. 6—11.

Ergebnisse der Operationen an *Xenopus laevis* und *Rana temporaria*.



Abb. 6. *Xenopus laevis*.

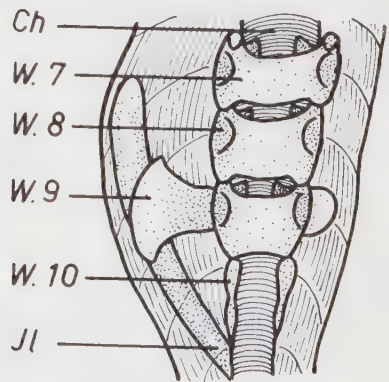


Abb. 7. Wirbelsäule d. gl. Tieres.

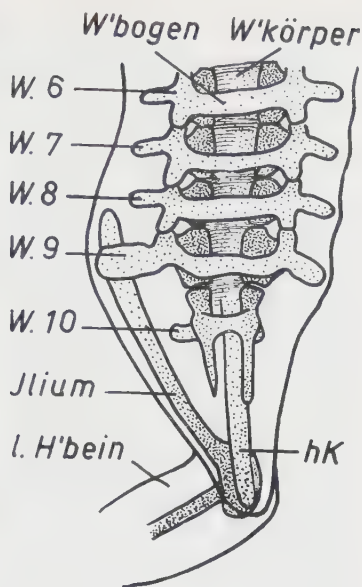
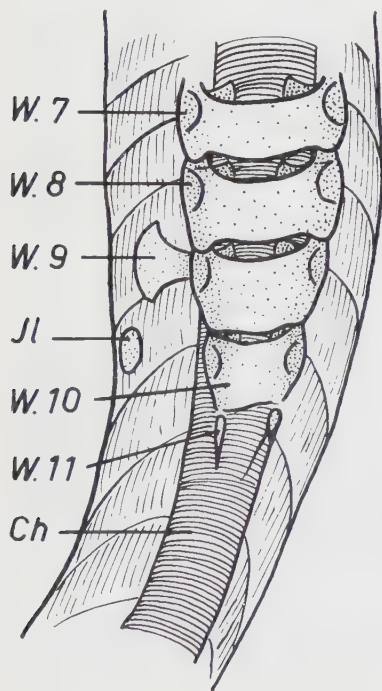
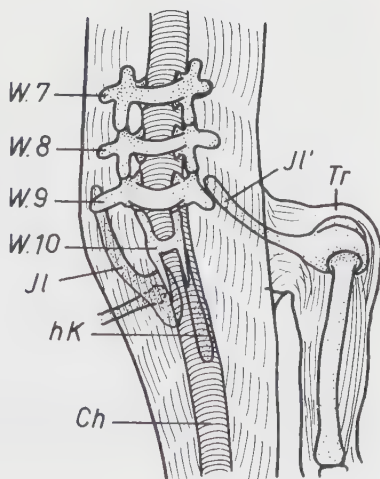
Abb. 8. *Rana temporaria*.

Abb. 9. Wirbelsäule d. gl. Tieres.

Abb. 10. Wirbelsäule von *Xenopus*.Abb. 11. Wirbelsäule von *Rana*.

Legende: Ch = Chorda, W. 6—W. 11 = Wirbelanlagen 6-11, hK = hypochordaler Knorpel, Il = Ilium, Il' = Ilium des Transplantates Tr. Es gehören die Abb. 6—9 zu der Operationsserie Ex 1, die Abb. 10 zu der Serie Ex 2 und die Abb. 11 zur Serie Tr. R.

Solche gestorbenen Tiere wurden sofort fixiert und konnten für Aufhellungspräparate noch gute Verwendung finden.

Einige Beispiele mögen das Ergebnis zeigen¹:

Ex. 1: Einseitige Extirpation (vgl. Abb. 6 bis 9).

Die Präparate zeigen einen unverkennbaren Einfluss des Beckengürtels auf die Ausbildung des Sacrus. Wo der erstere fehlt, fehlt auch die besondere Ausgestaltung des Querfortsatzes am 9. Wirbel. Er ist kaum grösser als die gewöhnlichen Querfortsätze der vorhergehenden Wirbel, während derjenige der andern Seite zur typischen Diapophyse des Kreuzbeinwirbels ausgewachsen ist.

Ex. 2: Beidseitige Extirpation (vgl. Abb. 10).

Leider gelang es mir nie, einen totalen Ausfall der Querfortsatzbildung am Sacralwirbel durch beidseitige Extirpation der Hinterbein- und Beckenanlage zu erzielen. Daran war das grosse Regenerationsvermögen der Larven — hauptsächlich bei *Rana* — schuld. So war es oft drei- bis viermal nötig, die immer wieder auftauchenden Hinterbeinregenerate nachzuoperieren. Trotzdem stellte es sich bei der Präparation heraus, dass sich kleine Iliumstücke den Operationen entzogen hatten, wodurch die Ausbildung von Sacralwirbeldiapophysen erklärt werden könnte. Dies ist z.B. der Fall bei Abb. 10, wo mir die Extirpation gelang bis auf ein kleines Iliumfragment, das links zurückblieb und auch hier für die einseitige Querfortsatzbildung am 9. Wirbel verantwortlich gemacht werden kann.

Tr. R.: Transplantation in den Rücken (vgl. Abb. 11).

Auch bei den Transplantationen machte sich die Regeneration der Extremität an der ursprünglichen Stelle störend bemerkbar. Das Regenerat hatte, weil offenbar besser innerviert, bald die Grösse des Transplantats erreicht oder überschritten. Wenn dann auch am 9. Wirbel ein normales Sacrum entstand, so sagt das doch für unser Problem nichts aus. Deshalb stellte ich auch hier in den meisten Fällen periodische Nachoperationen an, indem ich die

¹ Da sich bei den Operationen bezüglich unseres Problems zwischen *Xenopus* und *Rana* keine wesentlichen Unterschiede zeigten, mögen die Experimente beider Arten gemeinsam besprochen werden.

Regenerationsknospe entfernte, sobald sie eine gewisse Grösse erreicht hatte.

Beachtenswert ist ein Fall, der in Abb. 11 dargestellt ist. Das Transplantat hat ein Becken gebildet, von dem aus ein Ilium in den Rumpf vorstösst in fast normaler, jedoch in der Wachstumsrichtung medialwärts abgelenkter Lage zu einem Querfortsatz am 9. Wirbel. Es wäre hier, im Hinblick auf diese Ablenkung, die Frage aufzuwerfen, ob allenfalls die Korrelation eine doppelte sei, dass nicht nur das Ilium einen induktiven Einfluss auf den Sacralwirbel ausübe, sondern letzterer seinerseits durch eine eventuell chemotaktische Anziehung die Wachstumsrichtung des Iliums beeinflusse.

In mehreren Fällen, wo das Transplantat seitlich der Wirbelsäule im Rücken lag, beobachtete ich, dass nicht nur der 9. Wirbel auf den Reiz des Transplantats mit einer Vergrösserung des Querfortsatzes reagiert, sondern auch weiter vorne liegende Rumpfwirbel auf der Transplantatseite einen stärker ausgebildeten Querfortsatz aufwiesen als auf der andern Seite. Es ist dies auch bei W. 8 in Abb. 11 festzustellen. In Zweifelsfällen, wo die Asymmetrie zwischen den linken und rechten präsaclalen Diapophysen un deutlich war, wurden die entsprechenden Wirbel mit dem Zeichnungsapparat herausgezeichnet und ausgemessen. Exemplare, in denen die Asymmetrie der gezeichneten Diapophysenflächen nicht mindestens 20% betrug, wurden nicht mehr als positiv bewertet.

Tr. S.: Transplantation in den Schwanz.

Bei Versetzungen der Hinterbeinanlage in den Schwanz entwickelten sich viele Transplantate recht gut zu typischen Hinterextremitäten. Da sie jedoch zu weit weg von der Wirbelsäule lagen, konnte eine Verbindung mit der letztern erst während der Metamorphose zustande kommen, wo der Schwanz schrumpfte und das Transplantat nach vorn verschoben wurde. Zu dieser Zeit war aber die Wirbelsäule schon weitgehend ausdifferenziert, ja z.T., schon in Verknöcherung begriffen. Es gelang also in keinem Fall, irgendeine Beeinflussung von postsacralen Wirbelanlagen zu erreichen, und von positivem Ergebnis könnte man höchstens in einem Falle sprechen, wo infolge Fehlens der Hinterbeinanlage an der ursprünglichen Stelle die Wirkung der Exstirpation, also ein einseitiger Wegfall der Diapophyse am Sacralwirbel, deutlich eintrat.

Imp. R und Imp. S.: Implantation in Normaltiere.

Ebenfalls meist erfolglos war die homoplastische Implantation einer Extremitätenanlage aus einer andern Larve. Oft entwickelte sich das Implantat ziemlich gut, wenn auch etwas verzögert, in vielen Fällen wurde aber in spätern Stadien diese überzählige Gliedmasse wieder rückgebildet — selbst wenn sie schon 4—5 Zehen differenziert hatte — und eingeschmolzen.

Ex. Il. und Tr. Il.: Operationen am Ilium.

Die Exstirpationen und Transplantationen des Iliums an *Xenopus* waren sicher in zu spätem Zeitpunkt (vorgerücktes III. Larvenstadium) vorgenommen worden. Ueberall wurde trotz fehlendem Ilium doch der typische Querfortsatz des Sacralwirbels gebildet. (In einem Fall schwache Asymmetrie.) Dies zeigt, dass die Beeinflussung des Sacralwirbels nicht auf einer Kontaktwirkung beruht, sondern schon zu einer Zeit wirkt, in welcher das Ilium noch nicht nach oben gewachsen ist. Es würde dies dem Charakter nach andern bekannten Induktionswirkungen entsprechen, die auch nur in einer bestimmten sensiblen Phase vor der sichtbaren Ausdifferenzierung der entsprechenden Gebilde wirken.

Zusammenfassend können die Ergebnisse meiner Experimente so dargestellt werden:

TABELLE 7. — *Ergebnisse der Operationen an Rana und Xenopus.*

Operation	Ex. 1	Ex. 2	Tr. R	Tr. S	Imp. R	Imp. S	Ex. II	Tr. II	Total
Total	58	21	28	22	11	8	10	8	166
Frühzeitig fixiert . . .	23	6		6			2	2	39
Es bleiben noch	35	15	28	16	11	8	8	6	127
Resultat sagt nichts aus	5	10	8	12	8	7			50
» spricht nicht für Ind.	7	3	7	3	1	1	7	6	35
» spricht für Induktion	23	2	13	1	2		1		42

Wenn wir, z. B. für die einseitigen Exstirpationen, den Operationserfolg zum Alter, das die Larve bei der Operation hatte, in Beziehung setzen, erhalten wir die folgende Tabelle.

TABELLE 8. — *Abhängigkeit des Operationserfolges von der Grösse der H'beinknospe, resp. dem Alter der Larve, im Zeitpunkt der Operation Ex 1.*

H'bein zur Zeit der Operation	mm.	0	0,5	1	1,5	2	2,5	3	3,5	4	4,5
Positive Fälle: (nach Exstirp. kein Sacrum)			0 000 000 000 000								
		0		0	0	00		*	***	*	
Indifferente F: (trotz Exstirp. Sacrumbildung)					000	000					*

0 = *Rana*.* = *Xenopus*.

Aus den Tab. 7 und 8 geht hervor, dass positive Induktionen in frühen larvalen Stadien erzielt werden, während die Fälle indifferenten Verhaltens sich in spätern Stadien häufen und zuletzt allein auftreten (vgl. die Operationen Ex. II und Tr. II).

Die sensible Phase der postulierten Induktionswirkung liegt somit bei *Rana* vorwiegend im I. Larvenstadium, wo die Hinterbein- und Beckenanlage höchstens 1,5—2 mm lang ist; bei *Xenopus* waren auch nach der Operation der 3—4 mm grossen Hinterbeine (II. Stadium) noch positive Ergebnisse zu verzeichnen.

Bei zwei erfolglosen Fällen aus der Operationsserie Ex. 2 liegt wohl auch der Grund des Versagens in einer zu späten Nachoperation, denn aus dem Protokoll ist ersichtlich, dass in beiden Fällen ein ziemlich beträchtliches Becken- und Hinterbeinregenerat bestanden hatte, das erst kurz vor der Fixierung in einer Nachoperation entfernt worden war.

Wenn wir also alle die Larven mit offensichtlich zu später Operation oder Nachoperation ausser betracht lassen, dann erhalten wir das Verhältnis von

13 indifferenten zu 42 positiven Resultaten.

Eine genaue Durchmusterung dieser 13 Versagerfälle zeigt, dass wir sie in verschiedene Gruppen einteilen können:

In 2 Fällen ist das Transplantat weitgehend resorbiert worden, wodurch erklärlich wird, warum es keinen nachweisbaren Einfluss auf die Wirbelsäule ausgeübt hat. 3 weitere Fälle weisen auf der

operierten Seite ein starkes Regenerat mit Hinterbein, Becken und Ilium auf, das allenfalls für die normale Ausbildung des Sacralwirbels verantwortlich sein könnte. Ob das Transplantat hier noch einen zusätzlichen Einfluss ausgeübt hat, ist natürlich nicht festzustellen. Bei andern 7 Larven ist eventuell das allzu späte Auswachsen der transplantierten Knospe schuld an ihrem Versagen, indem erst nach der sensiblen Phase der Wirbelsäule eine Wirkung vom Transplantat ausgegangen ist (vgl. a. das S. 773 über die Operation Tr. S. Gesagte). Die Ueberpflanzung hat nämlich in vielen Fällen einen zeitweisen Wachstumsstillstand im Transplantat zur Folge gehabt, sodass dieses gegenüber der normalen Extremität in seiner Entwicklung beträchtlich im Rückstand gewesen ist.

Der 13. Fall endlich betrifft eine Larve mit beidseitiger Exstirpation der Hinterbeinknospe im frühen I. Stadium. Obschon bei der Fixierung kurz vor der Metamorphose weder Becken noch Ilium vorhanden sind, finden wir gut ausgebildete Querfortsätze am Sacralwirbel. Es wäre dies der einzige wirklich als negativ zu wertende Fall meiner Induktionsversuche; doch muss man hier wohl die überaus starke Regenerationsfähigkeit in Berechnung ziehen. In unserem Fall war nämlich eine 4-malige Nachoperation der sich immer wieder bildenden Extremitätenknospe nötig. Auch wenn diese Regenerate nie eine erhebliche Grösse erreichten, so wäre doch durchaus denkbar, dass von diesen kleinen Knospen eine Induktionswirkung auf die Wirbelsäule ausgegangen wäre, wie wir ja auch im Normalfall annehmen müssen, dass die Induktion von der kleinen Extremitätenanlage des I. Larvenstadiums ausgeht.

Wenn auch diese Versagerfälle nichts zum Beweis einer Induktionswirkung beitragen, so sehen wir doch, dass kein einziger von ihnen wirklich dagegen spricht. Es ist dies auch der Grund, weshalb wir nicht von negativen, sondern von indifferenten Resultaten sprechen.

Unsere Vorstellung einer Induktionswirkung von der Becken-anlage auf die Ausbildung des Sacralwirbels hat somit als Arbeits-hypothese durch die nähere Analyse der scheinbaren „Versager-fälle“ einen grossen Grad von Wahrscheinlichkeit erlangt.

Diese Vorstellung wird nun noch stark gestützt durch die 42 positiven Resultate. Wie sind nun diese positiven Fälle zu deuten ?

Es sind vor allem die 23 einseitigen Exstirpationen, wo die Diapophysen am Sacralwirbel ebenfalls nur einseitig ausgebildet oder zum mindesten deutlich unsymmetrisch waren. Ich habe nie in Kontrolltieren ein unsymmetrisches Sacrum gefunden¹, sodass die Asymmetrie der Querfortsätze zweifellos einer Beeinflussung durch das Becken zuzuschreiben ist. Ich fand dieses Ergebnis nachträglich bei DUERKEN (1912) bestätigt, der ähnliche Experimente, allerdings mit anderer Fragestellung, unternahm. Er exstirpierte bei Ranalarven Hinterbeinanlagen zum Studium der Nerven- und Spinalganglienentwicklung und stellte dabei als Nebenergebnis fest: (S 234) „... Da das linke *Os ilei* fehlt, ist auch der linksseitige Querfortsatz des Sacralwirbels nicht stärker und länger entwickelt als an den übrigen Wirbeln...“.

Ausser einigen andern Operationen gehören die meisten restlichen Fälle (13) zu den Transplantationen Tr. R. Es ist in diesen Fällen überall zu einer einseitigen Verstärkung nicht nur des 9. sondern auch des 8., 7. oder sogar des 6. Querfortsatzes gekommen, offensichtlich unter der Beeinflussung des in nächster Nähe gelegenen Transplantats, das in vielen Fällen eine typische Beckenhälfte mit einem Ilium gebildet hatte.

Ich glaube, mit diesen Experimenten gezeigt zu haben, dass zwischen Becken und Sacralwirbelbildung bei den Anuren eine enge Beziehung besteht, die DUERKEN (1912) als „echte Entwicklungskorrelation“ bezeichnet hat. In Analogie zu dem, was wir heute über die entwicklungsphysiologische Beeinflussung ontogenetischer Organanlagen wissen, ist es mir sehr wahrscheinlich, dass es sich um eine stoffliche Induktion handelt, die von der Beckenanlage ausgeht und dem Rande des 9. Myoseptums entlang nach oben wirkend auf die Anlage des 9. Wirbels trifft. Die sensible Phase scheint bei *Rana* im I. Larvenstadium zu liegen, bei *Xenopus* aber bis ins II. Stadium hinein zu reichen.

¹ Wenige Ausnahmen als Variationen bei *Xenopus*, wo das Sacrum links und rechts an zwei verschiedenen Wirbeln ausgebildet, trotzdem aber links und rechts gleich gross ist. Also Asymmetrie bezüglich der Wirbelnummer, nicht der Grösse.

F. DISKUSSION

1. AUS WIE VIELEN WIRBELANLAGEN ENTSTEHT DAS STEISSBEIN ?

Da die ersten Untersucher sich nur mit dem adulten Anuren-skelett befassten, wurde das Steissbein ursprünglich als ein einziger Wirbel betrachtet. DUGÈS (1835) war offenbar der erste, der die Bildung des Steissbeins genauer untersuchte. Er fand bereits, dass Anlagen von zwei Wirbelbogen mit Wirbelkörpern separat zu sehen seien. Diese verschmelzen unter sich und mit einem unter der Chorda liegenden langen zylindrischen Knorpel und bilden so das Steissbein.

Heute sind sich wohl alle Autoren darin einig, dass das *Oscoccygis* der Anuren sich aus den Anlagen mehrerer Wirbel bildet; doch herrschen über die Anzahl der an der Bildung beteiligten Wirbel die verschiedensten Ansichten, wovon folgende Tabelle eine Uebersicht gibt:

TABELLE 9. — *Literaturangaben über den Aufbau des Steissbeins.*

Die Steissbeinanlage entspricht:	Nach den Autoren:
einem Wirbel	Aeltere Autoren
mehreren Wirbeln (ohne bestimmte Zahlangebe)	GEGENBAUR (1862), HOFFMANN (1873), IHERING (1880), ADOLPHI (1893), HASSE (1893), RIDEWOOD (1897), KAPELKIN (1900), REMANE (1936), u. a.
2 Wirbeln	DUGÈS (1835), HUXLEY (1873), HOWES (1893)
2—3 Wirbeln	MOOKERJEE (1939)
3 Wirbeln	SCHWEGMANN (1884), GOETTE (1875)
über 3 W.	NOBLE (1931, „2—3 + potential vertebrae.“)
ca. 12 Wirbeln	GADOW (1897, 1901), SCHAUINSLAND (1906), VERSLUYS (1927), GOODRICH (1930).

Es wird dabei auffallen, dass die meisten Annahmen zwischen 2 und 3 Wirbeln liegen mit Ausnahme von GADOW, der der Auffassung ist, dass das Steissbein ca. 12 Wirbeln homolog sei. Diese

Ansicht wurde von SCHAUINSLAND (in HERTWIGS Handbuch 1906) und von GOODRICH (1930) übernommen, die beide GADOW als Gewährsmann zitieren, und auch der diesbezügliche Passus bei VERSLUYS (1927) geht vermutlich auf die gleiche Quelle zurück, da wir dort genau die gleiche Formulierung finden.

GADOW (1897) begründet seine Ansicht folgendermassen: Er betont, dass 3 Wirbelanlagen, die 10., 11. und 12. in larvalen Stadien separat sichtbar seien, und fährt dann fort: „In the young *Bombinator*, just after its metamorphosis, there are at least fourteen spinal nerves, indicating that at least four vertebrae, including the 11th have entered into the formation of the coccygeum. The 14th nerve-exit lies in the level of the anus. For some time the coccygeum extends still farther back and shows (cf. GOETTE, fig. 343) about nine irregular transverse constrictions. The same stage shows in all about twenty-two myomeres about eight of which correspond with the postanal portion of the coccygeum. It seems, therefore, probable that the whole coccygeum contains the cartilage of about twelve skleromeres.“

Die in Frage stehende Figur 343 von GOETTE sieht (etwas vereinfacht) folgendermassen aus:

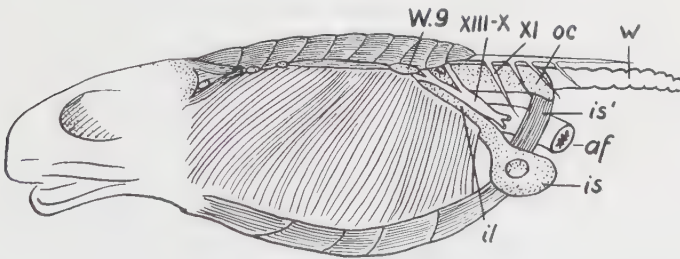


ABB. 12.

Anatomie von *Bombinator* (nach GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke).

Legende: W.9 = Diapophyse des Sacralwirbels; XIII-XI = 8.—11. Spinalnerv; oc = Os coccygis; w = atrophische Wirbelsaite des Schwanzes; is' = *musculus ischio-coccygeus*, af = After, is = Ischium, il = Ilium.

Was diese Einschnürungen des Coccygeums betrifft, muss GADOW die Figur missverstanden haben, denn nach derselben endet das Steissbein (oc) auf der Höhe des *Musculus ischio-coccygeus* (is') (in meiner Arbeit als *M. compressor cloacae* bezeichnet) und der hintere Teil dieses Stabes, in welchem sich die Einschnürun-

gen befinden, wird als die atrophische Wirbelsaite des Schwanzes (w) bezeichnet.

Bezüglich der Angabe, dass caudal vom After noch 8 Myotome zu sehen seien, wäre zu sagen, dass im Laufe der Schwanzresorption alle Muskelsegmente verkürzt werden und im Endstadium der Metamorphose, wo der Schwanz nur noch ein kleiner Stummel ist, stark geschrumpft und zusammengestaucht sind. So ist es nicht verwunderlich, wenn viele Myotome, die vorher weit hinten im Larvenschwanz gelegen waren, nun in der „postanal portion of the coccygeum“ zu finden sind. Daraus auf einen Anteil dieser Segmente am Aufbau des Steissbeins zu schliessen, finde ich unstatthaft.

Aus meinen Untersuchungen ist ersichtlich, dass sich dorsal der Chorda im Steissbeinabschnitt immer 2, sehr oft 3, in einzelnen Fällen sogar 4 getrennte Knorpelanlagen finden, die je in einem Myoseptum liegen und zwischen denen je ein Spinalnerv mit Ganglion entspringt. Sie entsprechen zweifellos ebensovielen Wirbeln. Der hypochordale Knorpel reicht wohl längenmässig etwas weiter nach hinten, doch nicht so, dass er einer grössern Anzahl von Segmenten entspräche. Es lässt sich nämlich feststellen, dass die Segmentgrenzen ventral der Chorda schräg nach hinten abbiegen. Der hypochordale Knorpel erstreckt sich gewöhnlich über 3—4 Segmente (zwischen dem 9.—12. resp. 13. Myoseptum).

Ich betrachte daher das Steissbein als aus maximal 3—4 Wirbeln verschmolzen.

2. WAS STELLT DER SCHWANZ DER ANURENLARVE DAR ?

Wie wir soeben ausgeführt haben, sind am Aufbau des Steissbeins der Froschlurche nur 3—4 Wirbel des ursprünglich langen Amphibienschwanzes beteiligt. Zweifellos hat somit vom Typus des geschwänzten primitiven Landwirbeltieres, wie er von den Stegocephalen dargestellt wurde und sich heute noch teilweise bei den Urodelen erhalten hat, bis zu jenem der schwanzlosen Froschlurche eine starke Verkürzung des Schwanzes stattgefunden, welche zum vollständigen Verlust der Mehrzahl der Schwanzwirbel führte. Demgegenüber steht jedoch die Tatsache, dass die Larven der Froschlurche mit überaus kräftigen Schwänzen ausgestattet sind, welche durchaus nicht den Charakter von Rudimenten besitzen.

Sie bilden im Gegenteil bei den Kaulquappen das einzige, überaus effektive Lokomotionsorgan, welches ihnen trotz dem Fehlen der Extremitäten das Schwimmen ermöglicht. Im Schwanz der Anurenlarve lassen sich jedoch Wirbelanlagen in keinem Entwicklungsstadium nachweisen. Die Frage stellt sich deshalb, ob nicht der Schwanz der Anurenlarve als eine typisch larvale Bildung zu bezeichnen ist. Man könnte sich vorstellen, dass die Schwimmfunktion die schon beim schlüpfreifen Froschembryo entwickelten Organanlagen (Chorda, Myotome, Schwanzflossensaum) zu stärkerer Entwicklung veranlasste, während die erst viel später sich entwickelnden und im Schwanzabschnitt bereits reduzierten Wirbelanlagen davon nicht mehr berührt wurden.

Sekundär, wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Ausbildung der Hüpf Funktion, lässt sich eine stärkere Entwicklung des Steissbeins feststellen, an welcher ausser den noch allein vorhandenen 3—4 Caudalwirbeln vor allem der hypochordale Knorpel beteiligt ist. Der Schwanz der Froschlarven, als larvale Bildung, nimmt an diesem Aufbau in keiner Weise teil und wird beim Funktionswechsel vollständig reduziert.

Das Steissbein würde somit dem primär reduzierten Schwanzskelett der Amphibien entsprechen, dessen potenzielle Anlage heute ontogenetisch nicht mehr weit in den Schwanz hineinreicht.

Es sprechen folgende Argumente für diese Annahme:

1. Falls der Kaulquappenschwanz in seiner ganzen Länge die potenzielle Anlage einer Wirbelsäule enthielte, wäre zu erwarten, dass nach der zunehmenden Reduktion des caudalen Teils die noch gebildete Wirbelsäule nach hinten zu sich verjüngen und allmählich auslaufen würde. Das Gegenteil ist der Fall: Der hypochordale Knorpel, der den caudalsten Teil des adulten Steissbeins bildet, zeigt (besonders deutlich bei *Alytes* und *Rana*) ein verdicktes, oft kolbiges Hinterende. Dasselbe erwähnt MOOKERJEE (1931, 1939) von *Rana temporaria*, *Rhacophorus maculatus*, *Microhyla rubra* („... the hypochordal element, which is tapering at the anterior end and massive at the posterior“).

2. Die *Arteria caudalis*, die ventral vom hypochordalen Knorpel durchzieht, biegt an dessen kolbigem Hinterende in scharfem Bogen an die Chorda hinauf und verläuft unmittelbar unter dieser caudalwärts (s. Abb. 13). Es folgt also nicht ein Bindegewebsstrang,

der die gerade Fortsetzung des hypochordalen Knorpels nach hinten bilden würde und die Anlage weiterer potenzieller Wirbel enthalten könnte.

3. Der *Musculus pyriformis*, der in der adulten Wirbelsäule von der Spitze des Steissbeins zur *Crista femoris* zieht (s. Abb. 2), wächst zu Beginn der Metamorphose von der Hinterbeinanlage an

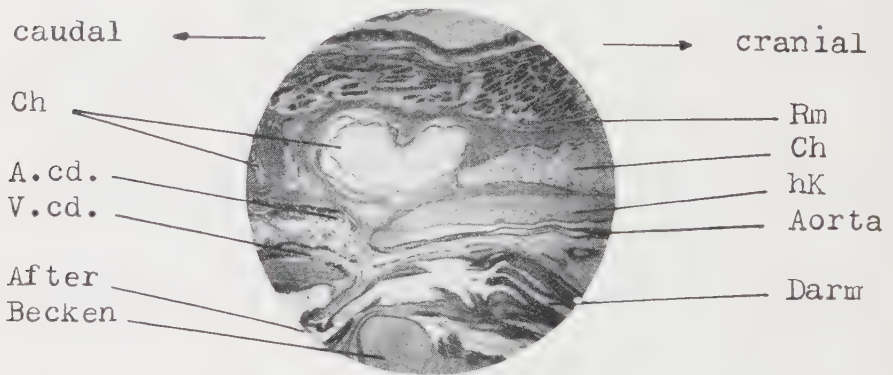


Abb. 13.

Sagittalschnitt durch die hintere Körperregion einer Alyteslarve in Metamorphose (Stadium 10).

Legende: Rm = Rückenmark; Ch = in Auflösung begriffene Chorda; hk = hypochordaler Knorpel; A.cd. = Arteria caudalis; V.cd. = Vena caudalis inferior.

das Ende des hypochordalen Knorpels. Falls also in spätern Stadien noch mehrere caudale Segmentanteile sich an der Bildung des *Os coccygis* beteiligten, müsste sich der Ansatzpunkt des *M. pyriformis* im Laufe der Metamorphose nach hinten verschieben, was kaum anzunehmen ist.

Diese drei Punkte zeigen, dass das Steissbein an seinem Hinterende relativ scharf abgegrenzt ist und lassen es als ein in sich abgeschlossenes und an Ort und Stelle sich entwickelndes Gebilde erscheinen, das nichts mit dem dahinter liegenden Larvenschwanz zu tun hat.

4. Der larvale Charakter des Schwanzes wird noch unterstrichen durch das Vorhandensein der Chorda als einzigem Stützorgan, ist doch die Chordaanlage der höhern Wirbeltiere stets ein typisch embryonales oder larvales Element. Bei der Anurenlarve

ist überdies die Chorda im Bereich des Larvenschwanzes bedeutend stärker entwickelt als im Rumpfabschnitt (vgl. Abb. 3—5).

5. Dass auch in der larvalen Rückenmuskulatur die gleiche Kontinuität vom Rumpf in den Schwanz hinein besteht wie bei der Chorda, ist selbstverständlich, erfolgt doch die Ursegmentanlage

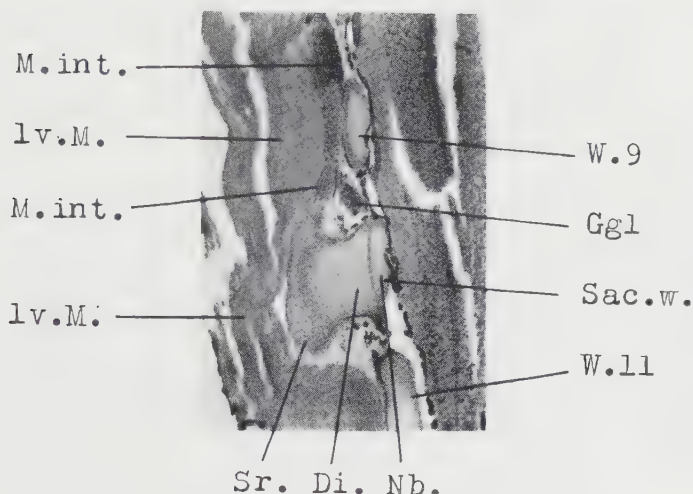


ABB. 14.

Frontalschnitt durch die Sacralwirbelregion
einer *Xenopus*larve in Metamorphose (Stadium G6).

Legende: M. int. = *Musculus intertransversarius* = adulte Rückenmuskulatur; lv.M. = larvale Muskulatur; W. 9 = 9. Wirbel; Ggl = 10. Spinalganglion; Sac. w. = Sacralwirbel, bei diesem Exemplar ausnahmsweise der 10. Wirbel; W. 11 = 11. Wirbel; Sr. = Sacralrippenrudiment (?); Di = Diapophyse des Sacralwirbels; Nb = Neuralbogen d. Sacralw.

der Wirbeltiere im Zusammenhang mit der letztern. Wie die Chorda, so werden auch die Myotome von der Metamorphose sehr stark beeinflusst, wobei nicht nur die Muskeln des Schwanzes, sondern auch die entsprechenden segmentalen Muskeln der Rückenregion der Degeneration verfallen und sich die adulten Muskeln auch in der Wirbelsäulenregion in dieser Zeit neu bilden. Die Adultmuskulatur ist an ihren feinem Fasern mit stärkerer Färbbarkeit deutlich erkennbar (s. Abb. 14). Ob sie aus einzelnen Fasern der bestehenden Muskulatur sich abspaltet oder aus andern Elementen neu entsteht, kann ich nicht entscheiden. — Dasselbe hat BATAILLON (1891) festgestellt: „Les masses musculaires du tronc présentent

sur toute leur longueur, pendant la métamorphose, de nombreux faisceaux dégénérés..."

Das unmittelbare Nebeneinander von neu sich entwickelnder und von in Auflösung begriffener Muskulatur, sowie der Umstand, dass z.B. ein Hinterbeintransplantat im Schwanz von der allgemeinen Auflösung während der Metamorphose nicht betroffen wird, zeigen, dass die Ursache der Degeneration der Schwanz- und Rückenmuskulatur während der Metamorphose nicht in einer Wirkung des innern Milieus liegt, sondern eine dieser Muskulatur selbst innewohnende Eigenschaft ist. Es hat also auch ein grosser Teil der Muskulatur rein larvalen Charakter.

6. Es wäre noch zu erwähnen, dass GADOW (1897) sich gegen die Ansicht ausspricht, dass der Kaulquappenschwanz ein larvales Organ sei. Er führt als Gegenbeweis *Hyla martinicensis* an, die eine direkte Entwicklung im Ei durchmache, aber dennoch einen Schwanz habe. Dagegen ist einzuwenden, dass *Hyla martinicensis* ähnlich wie viele andere Froscharten mit direkter embryonaler Entwicklung, sich ohne Zweifel von Formen ableitet, welche ebenfalls freischwimmende Larven gehabt haben. Die Metamorphose im Ei ist eine phylogenetisch noch spätere Errungenschaft.

Ich möchte allerdings nicht soweit gehen wie PIVETEAU (1936/37), der vom Larvenschwanz der Anuren sagt: „Il n'y a aucune analogie entre cet organe larvaire et une vraie queue.“ Sicher besteht nicht nur eine Analogie, sondern sogar eine primäre Homologie zwischen dem Kaulquappenschwanz und z. B. dem Urodelen-schwanz, was den phylogenetischen Ursprung und die erste ontogenetische Anlage betrifft, doch hat der Schwanz der Anurenlarve auf Grund seiner verstärkten Beanspruchung als einziges Schwimmorgan sekundäre Spezialisierungen von rein larvaler Bedeutung erfahren, die nicht mehr mit den Verhältnissen im Urodelen-schwanz gleichgesetzt werden können.

3. ZUR FRAGE DER PHYLOGENETISCHEN ENTWICKLUNG DES ANURENTYPUS.

Die Folgerungen, welche aus den vorliegenden Untersuchungen über den Aufbau und die Entwicklung des caudalen Körperabschnittes der Froschlurche gezogen werden konnten, dürften geeignet sein, auch die Frage nach der phylogenetischen Ent-

wicklung des Anurentypus in einigen Punkten abzuklären. Ich möchte deswegen kurz noch auf dieselbe eingehen.

Zweifelloso haben sich die anuren Amphibien aus geschwänzten stegocephalen Formen mit langer Wirbelsäule entwickelt. Bei ihrer spätern Umwandlung, welche durch die zunehmende Ausbildung einer immer bessern Hüpfähigkeit charakterisiert war, können wir einerseits Reduktionen oder Einschmelzungen bestehender Organe, anderseits stärkere Ausbildung anderer Anlagen oder sogar ein Auftreten ganz neuer Merkmale beobachten.

Eine Reduktion ist z. B. die Verkürzung des Rumpfes, der Wegfall des langen Amphibienschwanzes, von welchem lediglich 3—4 Wirbel in die Bildung des Steissbeines eingehen; sekundäre Spezialisierungen stellen zweifellos die Springbeine und das Steissbein dar. Ebenso können wir als neue Merkmale alle jene betrachten, die mit der stärkern Ausprägung des Larvenstadiums zusammenhängen. Es sind dies z. B. die Hornzähne, der Spiraldarm, die innern Kiemen, der Reusenapparat bei *Xenopus*, die starke Ausbildung der Chorda und des Schwanzflossensaums im Schwanzabschnitt, die pflanzliche Ernährungsweise und viele andere Larvenmerkmale, die dem „Urodelentypus“ fremd sind und auch bei den Anuren nicht in den Adultorganismus eingebaut werden.

Während wir über die Entstehung vieler dieser Larvenmerkmale nichts wissen, können wir uns nun doch über die Regression der Wirbelsäule einigermaßen ein Bild machen, da wir die eigenartige Bildung des Steissbeins als den modifizierten Rest einer normalen Schwanzwirbelsäule kennengelernt haben, der in den Dienst einer neuen Funktion (Hüpfen) gestellt wurde.

In diesem Zusammenhang ist der Fund eines Anuren aus der Trias sehr bedeutsam, den PIVETEAU (1936/37) als *Protobatrachus Massinoti* beschrieben hat. Dieser *Protobatrachus* zeigt im Schädelbau und im übrigen Skelett typische Anurenmerkmale, doch finden wir bei ihm hinter 14 Rumpfwirbeln eine Sacralregion, die 2—3 Wirbel umfasst. Ihr folgen drei noch getrennte Caudalwirbel. Aus der rasch abnehmenden Grösse dieser Caudalwirbel darf sicher geschlossen werden, dass, wenn überhaupt, höchstens noch einige wenige weitere Schwanzwirbel vorhanden waren. Von der Bildung eines Urostyls ist nicht die geringste Andeutung festzustellen, die Hüpfähigkeit ist deswegen sicher noch nicht vorhanden gewesen. So scheint *Protobatrachus* mit vielen typischen Anurenmerkmalen

und bereits stark reduzierten Schwanze durch die grössere Anzahl von Rumpfwirbeln, die noch relativ kurzen Hinterbeine und die stark reduzierten, aber noch vollständig getrennten Caudalwirbel eine geradezu ideale Zwischenform zwischen dem ursprünglichen, geschwänzten Stegocephalentypus und dem modernen, hüpfenden Anurentypus zu sein.

Bedeutsam ist die Feststellung, dass die Rudimentation des Schwanzes auch phylogenetisch sehr frühzeitig erfolgte. *Protobatrachus* stellt also gewissermassen einen Zeugen dieser primären Rudimentation des Schwanzskelettes dar ¹.

Schematisch können wir uns etwa die phylogenetische Entwicklung des Anurentypus über folgende Organisationsstufen denken:

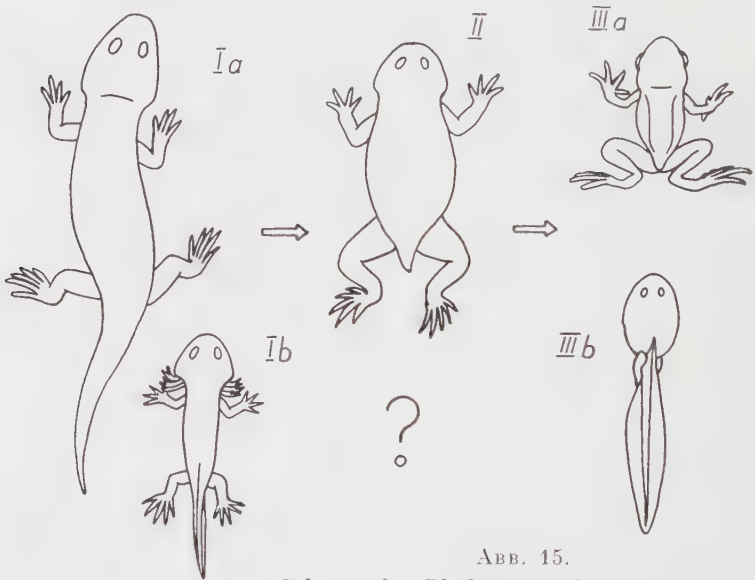


Abb. 15.

Schema der Phylogenese des Anurentypus.

Legende: Ia = Langschwänzige Ausgangsform (*Stegocephalia*, vgl. *Diplovertebron*, *Miobatrachus* u. a.); Ib = Die Larvenformen der Stegocephalen (vgl. z. B. *Branchiosaurus*) unterscheiden sich — soweit bekannt — im Körperbau nicht stark von der Adultform. II = Typus mit primärer Verkürzung des Schwanzes (vgl. *Protobatrachus*); von ihm ist keine Larvenform bekannt. IIIa = Moderne Anuren; vollständige Reduktion des Schwanzes, Ausbildung des Urostyle. IIIb = Sekundäre stärkere Ausbildung des Schwanzes im Larvenstadium der heutigen Anuren.

¹ Dabei wissen wir allerdings nicht, ob nicht *Protobatrachus* ebenfalls eine langschwänzige, wasserlebende Larvenform besessen hat, sodass die Entwicklung der Larvenform nicht nachher, sondern nebenher vor sich gegangen wäre.

Aber nicht nur die Schwanzwirbelsäule hat sich während der phylogenetischen Entwicklung zum modernen Froschtypus reduziert, sondern es fand auch eine Abnahme der präsaclalen Wirbelzahl statt.

So haben nach WATSON (1941):

<i>Eogyrinus</i>	ca. 26	Präsaclalwirbel
<i>Miobatrachus</i>	ca. 20	..
<i>Protobatrachus</i>	ca. 14	..
rezente Anuren	6—10	..

Es fand also eine allmähliche, kopfwärts gerichtete Wanderung des Beckens und der Saclalregion statt, wenn wir nicht die ganz unwahrscheinliche Annahme machen wollen, dass die Zahl der präsaclalen Wirbel durch den Ausfall (Excalation) von Rumpfwirbeln reduziert wurde.

Und gerade hier, bei der Kopfwärtsverschiebung des Saclalwirbels glaube ich, dass die vorliegenden Untersuchungen uns durch den Nachweis der induktiven Beeinflussung der Saclalwirbelbildung dem Verständnis des Umformungsvorganges einen Schritt näher gebracht haben. Es lässt sich leicht vorstellen, dass mutativ die Hinterbeinanlagen in ein benachbartes Körpersegment, entweder das vorhergehende oder nachfolgende, verlegt werden können, wobei dann das Ilium im entsprechenden Myoseptum nach oben stösst und den entsprechenden Wirbel zur Saclalbildung veranlasst. Diese Vorstellung wird durch die nachgewiesenen Variationen direkt belegt.

Dabei mussten aber offenbar Formen mit kürzerem Rumpf und längeren Hüpfbeinen, d. h. die mutative Verlagerung der Hinterbeine in immer weiter vorne liegende Körpersegmente, durch die Selektion bevorzugt werden, sodass allmählich der heutige Anurentypus entwickelt wurde, der auf dem Stadium mit 6—10 präsaclalen Wirbeln angelangt ist. Parallel mit der Entwicklung der Hinterbeine zu Hüpfbeinen ging die Entwicklung des Steissbeines, das somit eine Neubildung darstellt.

G. ZUSAMMENFASSUNG

1. Von *Xenopus laevis*, *Alytes obstetricans* und *Rana temporaria* wurden Larven in verschiedenen Stadien untersucht und die Ontogenese des hintern Abschnittes der Wirbelsäule festgestellt.

2. Es zeigte sich, dass hinter dem Sacralwirbel 2 bis 4 getrennte knorpelige Wirbelanlagen auftreten, die später unter sich und mit dem unpaaren hypochondralen Knorpel verwachsen und das Steissbein bilden (vgl. Abb. 3—5).

3. Durch Extirpationen und Transplantationen der Hinterbeinknospe wurde gezeigt, dass diese — wahrscheinlich im Sinne einer Induktion — die spezielle Ausbildung des Querfortsatzes am Sacralwirbel beeinflusst.

4. Die nähere Untersuchung der anatomischen Verhältnisse liess einige Schlussfolgerungen über den larvalen Charakter des Kaulquappenschwanzes zu.

5. Die morphologischen und entwicklungsphysiologischen Befunde, in Verbindung mit dem Nachweis von Variationen in der Ausbildung von Sacralwirbel und Urostyl erlauben einige Folgerungen, die ein Licht auf die phylogenetische Entwicklung des Anurentypus werfen, speziell was die Verkürzung des Rumpfes, das „Kopfwärtswandern“ des Sacrums und die Entstehung des Steissbeins als einer Neubildung anbelangt.

H. LITERATURVERZEICHNIS

* = Ausführliche Literaturverzeichnisse

- 1893-98 a. ADOLPHI, Herm. *Ueber Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien*. Morph. Jahrb. 19/22/25.
 1898 b. — *Das Wandern der Extremitätenplexus und des Sacrums bei Triton taeniatus*. Morph. Jahrb. Bd. 25.
 1891. BATAILLON, E. *Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des amphibiens anoures*. Thèse, Univ. de Lyon, Paris.

1926. BIGALKE, Rud. *Zur Myologie der Erdkröte, Bufo vulgaris*. Diss. Berlin.
- *1906. BRAUS, H. *Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts*. in HERTWIG, Handb. d. vergl. und exp. Entw. lehre, Jena.
1909. — *Gliedmassenpfropfung und Grundfragen der Skelettbildung*. Morph. Jahrb. 39.
1835. DUGÈS, A. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges*. Mém. Acad. R. sci. Inst. de France, Paris.
1912. DUERKEN, B. *Ueber frühzeitige Exstirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch*. Z. wiss. Zool. 99.
1897. GADOW, H. *On the Evolution of the Vertebral Column of the Amphibia and Amniota*. Phil. Trans. R. Soc. London, B 187.
1901. — *Amphibia and Reptiles*, London.
1943. GASCHE, Paul. *Die Zucht von Xenopus laevis und ihre Bedeutung für die biol. Forschung*. Revue Suisse de Zool. 50.
1944. — *Beginn und Verlauf der Metamorphose bei Xenopus laevis Daud.* Helv. Phys. Acta 2.
1896. GAUPP, E. *Anatomie des Frosches*.
1862. GEGENBAUR, C. *Untersuchungen zur vergl. Anatomie d. Wirbelsäule bei Amphibien u. Reptilien*. Leipzig.
1876. — *Einige Bemerkungen zu Goettes Entwicklungsgeschichte der Unke*. Morph. Jahrb. 1.
1875. GOETTE, A. *Entwicklungsgeschichte der Unke*. Leipzig.
1930. GOODRICH, E. S. *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. London.
1893. HASSE, C. *Die Entwicklung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Amphibien*. Z. wiss. Zool. 55.
- 1873-78. HOFFMANN, C. K. *Amphibien*. In BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6. 2. Abt.
1886. HOWES, G. B. *On some abnormalities of the Frog's vertebral column, Rana temporaria*. Anat. Anz. 1.
1893. — *Notes on Variation and Development of the Vertebral and Limb-Skeleton of the Amphibia*. Proc. Zool. Soc. London, 14.
1873. HUXLEY, T. H. *Handbuch d. Anatomie d. Wirbeltiere*. Breslau.
1880. IHERING, H. *Ueber die Wirbelsäule von Pipa*. Morph. Jahrb. 6.
1900. KAPELKIN, W. *Zur Frage über die Entwicklung des axialen Skeletts der Amphibien*. Bull. Soc. Nat. Moscou, 14.
- *1931. KORSCHULT, E. *Regeneration und Transplantation*, Berlin.
- *1935. — *Transplantation bei Tieren*. in Handwb. d. Nat. wiss.
1910. LEE und MAYER, *Grundzüge d. mikr. Technik*. 4. Aufl. Berlin.
1932. Mac BRIDE, E. W. *Recent work on the development of the vertebral column*. Biol. Rev. 7.
- *1929. MANGOLD, O. *Das Determinationsproblem*, II. Ergebn. d. Biol. 5.

- *1931. MOOKERJEE, H. K. *On the Development of the Vertebral Column of Anura*. Phil. Trans. R. Soc. London, B 219.
1939. — and DAS, S. K. *Further investigations on the development of the vertebral column in Salientia*. Journ. of Morph. 64.
1931. NOBLE, G. K. *Biology of the Amphibia*. N. York and London.
- 1936-37. PIVETEAU, J. *Un amphibien du Trias inférieur*. Annales de Pal. 25/26.
1946. POLEZHAYEV, L. W. *The Loss and Restoration of Regenerative Capacity in the Limbs of tailless Amph.* Biol. Rev. 21.
1937. POLLISTER, A. W. and MOORE, J. A. *Tables for the normal development of Rana silv.* Anat. Rec. 68 (Suppl.).
- *1936. REMANE, A. *Die Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge*. In Handb. d. vergl. Anat. von BOLK, GOEPPERT, KALLIUS und LUBOSCH, Berlin und Wien.
1897. RIDWOOD, W. G. *On the Development of the Vertebral Column in Pipa and Xenopus*. Anat. Anz. 13.
1932. ROMEIS, B. *Taschenb. d. mikr. Technik*. München und Berlin.
- *1906. SCHAUINSLAND, H. *Entwicklung d. Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein*. In HERTWIG, Handb. der Entw. lehre, Jena.
1884. SCHWEGMANN, F. J. *Entstehung und Metamorphose der Wirbelsäule von Rana temp.* Z. f. Nat. wiss. 57.
1940. SHUMWAY, W. *Stages in the normal development of Rana pipiens*. Anat. Rec. 78.
1922. STEINER, H. *Die Entwicklung des Vogelflügelskeletts*. Acta Zool. 1922.
- *1927. VERSLUYS, J. *Das Skelett*. In Vergl. Anatomie der Wirbeltiere von IHLE, VAN KAMPEN, NIERSTRASZ, VERSLUYS, Berlin.
1926. WATSON, D. M. S. *The Evolution and Origin of the Amphibia*. Phil. Trans. R. Soc. London, B 214.
1941. — *The Origin of Frogs*. Trans. R. Soc. Edinburgh, 60.
1945. WEISZ, P. B. *The normal stages in the development of the south-african clawed toad Xenopus laevis*. Journ. of Morph. 77.
-

